

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Christian-Albrechts-Universität • Kiel

Nr. 225

**Systemökologische Analyse mariner Pelagialsysteme
auf der Basis von mikrobiologisch / planktologischen
Variablen und pDNA - Messungen**

DOI 10.3289/IFM-BER-225

vorgelegt von

Bernhard Karrasch

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:

Institut für Meereskunde
Abt. Marine Mikrobiologie
Düsternbrooker Weg 20
D-2300 Kiel 1, Germany

ISSN 0341-8561

ANMERKUNGEN ZU DEN GRAFIKEN

Die in dieser Arbeit enthaltenen Grafiken wurden mit folgenden Softwareprodukten erstellt:

- *SURFER*¹, Version 4.15
- *SigmaPlot*², Version 4.02
- *Havard Graphics*³, Version 2.3

¹ Golden Software Inc., 1990
² Jandel Corporation, 1986 - 1990
³ Software Publishing Corp., 1990

Da die in diese Arbeit eingebundenen Grafiken für zukünftige Vorträge etc. genutzt werden sollen, erfolgte die Beschriftung der Diagramme in Englisch, während die Legenden in deutscher Sprache verfaßt wurden.

Die Berechnung der Grafiken, die in Form von Isoplethen - Diagrammen oder dreidimensionalen Oberflächenplots vorliegen, erfolgte mit dem Softwarepaket 'Surfer'. Da eine vollständige Datenmatrix für die Berechnung der dreidimensionalen Oberflächenplots nicht in jedem Fall zur Verfügung stand, wurde die Berechnung fehlender Datenpunkte nach der Invers - Distance - Methode durchgeführt. Mit diesem Algorithmus können nicht gemessene Datenpunkte unter Einbeziehung benachbarter Datenpunkte errechnet werden. Um den Einfluß benachbarter Datenpunkte auf den zu berechnenden Punkt gering zu halten, wurde a) ein Wichtungsfaktor von 2 - 5 verwendet, damit nur eng angrenzende Datenpunkte auf den zu errechnenden Wert graduell einwirken, und b) eine quadrantische Suchmethode mit 3 - 10 der am nächsten liegenden Datenpunkte pro Quadranten, die sich um den jeweiligen Datenpunkt anordnen, verwendet.

ABSTRACT

The aim of this study was the analysis of the structures and dynamic processes in different marine pelagic systems. The relation of bacterial abundance and biomass to other pelagic components and the energy flow mediated by bacteria were of main interest. Additionally, the method for the determination of particulate DNA (pDNA) concentrations, developed by Paul & Myers (1982), should be optimized in this study. The results of pDNA measurements were set into relation to abundances of bacteria and further pelagic components. Some aspects of this study concerned the seasonal development of pelagic structures, microbial processes within a stratified water body, 'bottom up' control, diurnal biological processes and the influence of hydrographical features (eddies) on auto- and heterotrophic pelagic components.

During spring and summer 1989 investigations were made in two areas of the North Atlantic (47°N, 20°W; 57°N, 20°W). Further investigations were carried out from late spring to summer in Kiel Bight and Kiel Fjord and in the Western Baltic and during summer 1990 in water enclosures as well as in the Zingster Strom (Darß - Zingster bodden area). For this survey, physical (temperature, salinity, light), chemical (nutrients) planktological (particulate organic carbon (POC), particulate organic nitrogen (PON), chlorophyll *a*, biomass of phyto- and zooplankton, and in - situ primary productivity) and microbiological variables (abundance and biomass of bacteria, picocyanobacteria, autotrophic picoflagellates, heterotrophic nanoflagellates, microbial secondary production, pDNA) were determined.

The time from spring to summer in Kiel Bight and Kiel Fjord was characterized by a succession of ecological structures accompanied by changes of phytoplankton species composition. Results from this period exhibited that both, absolute and relative to the total POC concentration, higher abundance, biomass and productivity of bacteria in summer indicate a shift of the system from 'new' to predominately 'regenerated production'.

The hydrographic situation in the Western Baltic was characterized by a strong thermal stratification and primary productivity was nearly exclusively restricted to the mixed layer. In this water layer carbon flux through bacteria (70,6 % of the particulate net primary production) was exceptionally high, indicating the high importance of bacteria as an additional carbon source for the food web. In the adjacent regions of the winter water and deep water only low microbial abundances and production rates could be estimated, even though a small increase of microbial variables could be observed near the sediment and in the zone of denitrification.

The results of experiments performed in Zingst (in one artificially eutrophicated water enclosure, one control water enclosure and in the 'Zingster Strom') showed no diurnal changes of abundance, biomass and activity of bacteria and other hetero- and autotrophic variables. The 'bottom up' - effect caused by nutrient

additions primarily enhanced the autotrophic biomass and productivity while the biomass of the heterotrophic components showed only a small increase.

During the second leg of the RV 'Meteor' cruise No. 10 (spring 1989) the pelagic structures in the North Atlantic showed a strong dependency from divergent or konvergent hydrographical conditions. A high phytoplankton biomass and activity as well as small concentrations of pico- and nanoplankton were observed in a divergent water column (47°N, 20°W). In the course of anti cyclonic drift phases (konvergent conditions) of the same time series experiment and in the northern investigation area (57°N, 20°W) a lower phytoplankton biomass and activity could be measured while the absolute and relative portions of pico- and nanoplankton increased. On the fourth leg of the cruise (summer 1989), which again penetrated these investigation areas, microbiological abundance, biomass and activity showed only a small increase compared to the period of spring.

Except for the pDNA measurements during the experiments in Zingst, pDNA concentrations showed a very high correlation with the abundance and activity of bacteria for all the other investigations. From size fractionations, the larger part of the pDNA concentration could be attributed to the bacteria size class $\geq 0.2 - < 1 \mu\text{m}$ (62 - 84 %). From all different investigation areas an average bacteria pDNA - content of 4.5 - 10.7 fg pDNA cell⁻¹ could be ascertained, a range which is in good agreement with values from literature. Additionally from this pDNA results a possible range of variation for the theoretical conversion factor (bacterial cell production determined by incorporation of [³H - methyl] thymidine) of $0.5 - 3.2 \cdot 10^{18} \text{ cells M}^{-1}$ [³H - methyl] thymidine could be deviated.

The different trophic character of the investigated systems was expressed by different total POC concentrations and different biomass contents of the various pelagic structures. But the comparison between the relative portions of the investigated pelagic components to the total POC - content led to only small differences. With two exceptions the fraction 'detritus / zooplankton', which mainly consists of detritus carbon, could be identified as the main component (52 - 86 %) of the POC - pool. The greatest part of the carbon associated with living organisms, consisted of the biomass of nano- and microphytoplankton. For the estimated heterotrophic organism groups a biomass dominance of bacteria over heterotrophic nanoflagellates could be shown.

Derived from the high microbial secondary production rates, the great importance of bacteria in the flux of material and energy within pelagic systems could be demonstrated. A comparison of bacterial and autotrophic production rates revealed in some cases a very high microbial productivity within the mixed layer (71 % Western Baltic; related to the particulate net primaryproduction) and in one case for a depth integrated (500 m) profile in the North Atlantic, microbial productivity approximated 100 % of primary productivity. An

estimate concerning the validity of both production methods (bacteria, phytoplankton) as well as a new definition for trophic relationships within the pelagic foodweb, which allows high bacterial production rates, not necessary reflected by primary production rates, are discussed in detail.

Derived from the results the influence of temperature on physical and biological processes within the pelagial became visible in this investigations. On the basis of theoretical considerations a semiquantitative modell was developed on the structure and dynamics of the pelagial. This shows that temperature is the main regulating factor for the development of different pelagic structures and controls also the export of carbon to the sediment. This observation may be important for the assessment of effects attributed to global warming.

DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. Gerhard Rheinheimer danke ich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes sowie für die großzügige zur Verfügungstellung technischer und finanzieller Mittel.

Herrn Prof. Dr. Hans - Georg Hoppe danke ich für die Annahme und Betreuung dieser Arbeit. Die stetige Diskussionsbereitschaft sowie die vertrauensvolle Freizügigkeit und Eigenständigkeit, die mir bei der Ausführung dieser Arbeit gewährt wurden, wirkten sehr motivierend auf mich.

Für die finanzielle Unterstützung der Arbeit gilt mein Dank der Christian - Albrechts - Universität Kiel, die mir bis zur Aufnahme meiner Tätigkeit als wissenschaftlicher Angestellter für 19 Monate ein Promotionsstipendium gewährte, und der DFG, die über diese Anstellung u. a. die Beendigung dieser Arbeit finanzierte.

Aufgrund der Themenstellung konnte diese Arbeit nur durch die Einbeziehung zahlreicher, von anderen Projekt- und Arbeitsgruppen sowie von Einzelpersonen erarbeiteten Grunddaten zum Erfolg geführt werden. Deshalb möchte ich mich für die zur Verfügungstellung von Datenmaterial nochmals herzlich bedanken bei:

BIO - TRANS - Gruppe: Karin Lochte, Olaf Pfannkuche, Frauke Dreyer, Francois Nyffeler

JGOFS - Gruppe: Alfred Wenk, Christian Stienen, Ekatarina Atmatzides, Georg Saure, Hans - Georg Hoppe, Monica Deckers, Peter Streu, Sven Reitmeier, Siggie Podewski, Uschi Junghans

BEBOP - Gruppe: Annegret Stühr, Dietrun Petersen, Falk Pollehne, Marcus Reckermann, Natalie Scharenberg, Olaf Haupt

RoKi - Gruppe: Arbeitsgruppe Universität Rostock, Hans - Georg Hoppe, Klaus Gocke, Regine Koppe, Ulrich Schiewer

Schiffsleitung und Mannschaft der FS 'METEOR' UND FS 'ALKOR' sowie allen weiteren Personen und Fahrtteilnehmern. Die Hilfsbereitschaft und die z. T. sehr heitere Stimmung an Bord erleichterten die Arbeit und schafften ein freundliches und produktives Arbeitsklima.

Für die vielen wertvollen Diskussionen und Anregungen bei der Erstellung des Manuskriptes möchte ich mich herzlich bei Dr. Klaus Gocke, Knut Poremba und Sören Ullrich bedanken.

Ebenso wichtig war für mich die lockere Atmosphäre mit meinem Zimmerkollegen Sören Ullrich, die so manche lange Nacht verkürzte und die oft auftretenden Belastungsspitzen erträglich machten.

Am Zustandekommen dieser Arbeit hat nicht zuletzt Maren Mehrens durch ihren unermüdlichen Einsatz bei der Fertigstellung des Manuskriptes und ihrer tatkräftigen Unterstützung bei der Überwindung aufgetretener Probleme einen sehr großen Anteil. Nochmals vielen Dank, Maren.

Schließlich gilt mein Dank den Mitgliedern der mikrobiologischen Abteilung, insbesondere Annett Carstensen für die Ausführung der unumgänglichen Klebearbeiten, sowie all den nicht namentlich genannten Personen, die wesentlich oder unwesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beitrugen.

ABKÜRZUNGEN

APF	: autotrophe Pikoflagellatenzahl
BP	: mikrobielle Sekundärproduktion
C	: Kohlenstoff
Chl. <u>a</u>	: Chlorophyll <u>a</u>
d	: Tag
DAPI	: 4', 6' - diamidino - 2 - phenylindole
dDNA	: gelöste Desoxyribonukleinsäure
detDNA	: mit Detritus assoziierte Desoxyribonukleinsäure
DIN	: gelöste anorganische Stickstoffnährsalze
DNA	: Desoxyribonukleinsäure
DOC	: gelöster organischer Kohlenstoff
DOM	: gelöstes organisches Material
h	: Stunde
HNF	: heterotrophe Nanoflagellatenzahl
N	: Stickstoff
nrDNA	: nicht replikative Desoxyribonukleinsäure
pDNA	: partikuläre Desoxyribonukleinsäure
POC	: partikulärer organischer Kohlenstoff
POM	: partikuläres organisches Material
PON	: partikulärer organischer Stickstoff
PP	: Primärproduktion
S	: Salinität
T	: Temperatur
TBB	: Gesamtbakterienbiomasse
TBN	: Gesamtbakterienzahl
TCB	: Pikocyanobakterienbiomasse
TCN	: Pikocyanobakterienzahl
Abb.	: Abbildung
bzw.	: beziehungsweise
ca.	: zirka
Kap.	: Kapitel
pers.	: persönliche
resp.	: respektive
s.	: siehe
s. o.	: siehe oben
s. u.	: siehe unten
Tab.	: Tabelle
u. a.	: unter anderem
v. a.	: vor allem
vergl.	: vergleiche
z. B.	: zum Beispiel
z. T.	: zum Teil

INHALTSVERZEICHNIS

DANKSAGUNG

ABKÜRZUNGEN

ANMERKUNGEN ZU DEN GRAFIKEN

1. EINLEITUNG	1
2. MATERIAL UND METHODEN	4
2.1. Hydrographie der Untersuchungsgebiete	4
2.1.1. Kieler Bucht und Kieler Förde	4
2.1.2. Zentrale Ostsee	5
2.1.3. Zingster Strom	7
2.1.4. Nordostatlantik	8
2.2. Probennahme	12
2.3. Abiotische Variablen	13
2.4. Biologische Variablen	14
2.4.1. Messung planktologischer und mikrobiologischer Variablen ...	14
2.4.2. Messung des partikulären DNA - Gehaltes	17
3. ERGEBNISSE	19
3.1. Methodische Untersuchungen zur pDNA - Messung	19
3.2. Untersuchungen in der Kieler Bucht und Kieler Förde	27
3.2.1. Hydrographie, Sauerstoff und Nährsalze	27
3.2.2. Planktologische und mikrobiologische Bestandsvariablen	30
3.2.3. Produktivität des Bakterioplanktons	35
3.2.4. pDNA - Messungen	37
3.2.5. Biologische Struktur des Pelagials	39
3.3. Untersuchungen in der zentralen Ostsee	44
3.3.1. Hydrographie und Nährsalze	44
3.3.2. Planktologische und mikrobiologische Bestandsvariablen	46
3.3.3. Produktivität des Bakterioplanktons	52
3.3.4. pDNA - Messungen	54
3.3.5. Biologische Struktur des Pelagials	58

1. Einleitung

Pelagische Nahrungsnetze beinhalten neben anderen Komponenten Bakterioplankton und bakteriovore Organismen. Verbesserte mikroskopische Techniken (Hobbie et al., 1977; Watson et al., 1977), die Einführung der ^{14}C - Tracertechnik (Parsons & Strickland, 1962; Wright & Hobbie, 1966) und unterschiedliche Methoden zur Bestimmung der mikrobiellen Sekundärproduktion (Zusammenstellung bei Azam & Fuhrman, 1984; Van Es & Meyer - Reil, 1982) zeigen, daß in aquatischen Ökosystemen dem Bakterioplankton bezüglich des Energie - und Materialflusses eine große Rolle zukommt. Steele (1974) diskutierte anhand von Untersuchungen in der Nordsee als erster die mögliche Rolle der Bakterien im Transfer von gelöster organischer in partikuläre Substanz, die dann dem phagotrophen Nahrungsnetz als zusätzliche Kohlenstoffquelle dienen kann. Auch Pomeroy (1974) und Williams (1981) stellten die große Bedeutung des mikrobiellen Nahrungsnetzes fest, woraus Azam et al. (1983) - basierend auf der Erkenntnis der deutlichen Kontrolle der Bakterienabundanz durch das Protozooplankton (Fenchel, 1982; Sieburth, 1982) - das semiquantitative Modell des 'microbial loop' entwickelten.

Das Konzept des 'microbial loop' findet heute allgemeine Anerkennung und besitzt für alle stratifizierten marinen bis limnischen Systeme Allgemeingültigkeit (Weisse, 1991). Damit einhergehend veränderten sich die Betrachtungsweisen der pelagialen Organisation von der klassischen Nahrungskette und dem Nahrungsnetz hin zu den über eine lange Zeit vernachlässigten Bakterien und Protisten als bedeutender Vektor für die Stoff- und Energieflüsse im Pelagial. Nach Lenz (im Druck) stellt der 'microbial loop' evolutionär die ursprüngliche Form des Nahrungsnetzes dar und ist in allen Ozeanregionen präsent, während sich das klassische Nahrungsnetz mit einer Dominanz der autotrophen 'neuen Produktion' später entwickelte und auf spezielle Umweltbedingungen (niedrige Temperaturen, hohe Nährsalzkonzentrationen) episodisch beschränkt ist.

Kontrovers wird in der Literatur unter der Terminologie "link or sink" diskutiert, inwieweit der 'microbial loop' als Kohlenstoff- und Energiesenke fungiert (z. B. Pomeroy, 1984; Ducklow et al. 1986; Ducklow, 1991) oder als zusätzliche Kohlenstoff- und Energiequelle für das metazoische Nahrungsnetz dient (z. B. Sherr et al., 1987; Sherr & Sherr, 1988). Ducklow (1991) relativierte diese Frage in der Hinsicht, daß der Kohlenstofffluß in planktischen Gemeinschaften weitestgehend von den Mikroorganismen dominiert wird und infolgedessen die Effizienz des 'microbial loop' eine wichtige Kontrolle auf den exportierbaren Primärproduktionsanteil in höhere trophische Ebenen sowie in tiefere Wasserschichten und in das Sediment ausübt, ungeachtet des Kohlenstoffbetrages, der das metazoische Nahrungsnetz erreichen kann.

Den Schwerpunkt dieser Studie bildete die systemökologische Analyse mariner Pelagialsysteme und die in ihnen durch Bakterien vermittelten Stoff- und Energieflüsse. Für die Untersuchungen in der Kieler Bucht und Kieler Förde stand der Aspekt der Saisonalität (Frühjahr bis Sommer) im Vordergrund des Interesses. Gegenstand der Untersuchungen im Nordostatlantik (FS 'Meteor' - Expedition M 10 / 2 und M 10 / 4) war zum einen der Einfluß divergenter und konvergenter hydrographischer Strukturen auf die biologische

Organisation des Pelagials und zum anderen der Vergleich mikrobiologischer Variablen in der Frühjahrs- (M 10 / 2) und Sommerphase (M 10 / 4) eines Hochseepelagials der höheren Breiten. Die Zeitserienexperimente in der zentralen Ostsee ('BEBOP 90') ergaben als Beispiel für ein allochthon kaum beeinflusstes, oligotrophes Meeresgebiet eine gute Möglichkeit, die planktologische und mikrobiologische Organisation sowie die Prozesse in einem sommerstratifizierten Pelagialsystem zu studieren. Die Experimente im Darß - Zingster Boddengebiet ('RoKi 90') wurden im Zingster Strom und in zwei Wassereinschlüssen (1. Wassereinschluß: angereichert mit Nährsalzen; 2. Wassereinschluß: Kontrolle) durchgeführt. In diesem hypertrophen und allochthon stark beeinflussten Wasserkörper konnte neben der systemökologischen Strukturanalyse auch einer möglichen tageszeitlichen Rhythmik mikrobiologischer Variablen und einer 'bottom up' - oder 'top down' - Kontrolle des Systems nachgegangen werden.

Im Rahmen der synoptischen Diskussion der erarbeiteten Ergebnisse aus den einzelnen Untersuchungsgebieten sollte einerseits eine Gegenüberstellung der ermittelten Pelagialstrukturen und andererseits eine Herausarbeitung der Bedeutung der mikrobiologischen Produktivität für das Gesamtsystem erfolgen. Ausführlich wurden in diesem Zusammenhang die trophischen Grundlagen und Prozesse für die energetische Versorgung der Bakterien und den 'microbial loop' sowie eine neue trophische Definition, basierend auf den Betrachtungen von Scavia (1988), Strayer (1988) und Ducklow (1991), die ohne Verletzung des Energieerhaltungssatzes eine gegenüber der autotrophen Produktion höhere heterotrophe Produktion ermöglichen, diskutiert. Abschließend wurde der Versuch unternommen, die möglichen Stellgrößen für die pelagische Organisation und Dynamik zu identifizieren, die anhand eines vorgeschlagenen, semiquantitativen Modells diskutiert werden.

Ein weiterer Aspekt dieser Studie konzentrierte sich auf die Messung der partikulären, intrazellulären DNA (pDNA). Bisher wurden nur wenige DNA - Messungen im marinen Bereich durchgeführt. Bestimmungen der Konzentration von gelöster, extrazellulärer DNA (dDNA) im Meerwasser führten DeFlaun et al. (1986 und 1987) mit Hilfe der Hoechstfarbe 33258 und Paul et al. (1987) mit [^3H]-DNA durch. In bisherigen Arbeiten fand sich ein Konzentrationbereich von 0,05 bis maximal 88 mg dDNA m $^{-3}$, was darauf hinweist, daß dDNA im marinen Milieu eine wichtige Komponente des DOM darstellt. Die ersten Messungen von pDNA führten Holm - Hansen et al. (1968), Holm - Hansen (1969b) und Sutcliffe et al. (1970) mit der DABA - Methode durch. Ziel ihrer Untersuchungen war es, mit Hilfe der DNA - Messungen, die Biomasse von lebendem Phytoplankton zu bestimmen.

Paul & Myers (1982) entwickelten mit der Hoechstfarbe 33258 eine einfache und schnelle Methode zur Messung der pDNA im Meerwasser. Die gemessenen pDNA - Konzentrationen ließen sich mit der Gesamtbakterienzahl (GBZ) korrelieren. Zur Abschätzung des Beitrages von Bakterio - und größerem Plankton zum pDNA - Gehalt der Wassersäule führten Paul & Carlson (1984) in verschiedenen aquatischen Lebensräumen Größenfraktionierungen von pDNA durch. Sie fanden in ozeanischen Regionen 71 - 91 %, im Süß - und Brackwasser 40 - 54 % der pDNA in der Größenklasse 0,2 - 1 μm .

Die Einbeziehung der pDNA - Messung in die vorliegende Untersuchung diene primär der Schaffung einer breiteren Datenbasis bezüglich der pDNA - Verteilung im Meer. Darüber hinaus sollte die Beziehung des pDNA - Gehaltes insbesondere zur Bakterienabundanz aber auch zu weiteren biologischen Variablen analysiert werden, um eine genauere Einordnung dieser Variablen zu den vorgefundenen pelagischen Strukturen zu erreichen.

2. Material und Methoden

2.1. Hydrographie der Untersuchungsgebiete

2.1.1. Kieler Bucht und Kieler Förde

Die Kieler Bucht liegt im südwestlichen Teil der Beltsee. Aufgrund des Tiefeneinstroms von salzreicherem Wasser aus den Belten sowie des Einstroms von salzärmerem Oberflächenwasser aus dem Fehmarn Belt ist die Kieler Bucht durch starke hydrographische Schwankungen charakterisiert. Diese dynamischen Bedingungen, die je nach Stärke des Ein- und Ausstroms Lage und Ausprägung der Dichtesprungschicht bestimmen, sind somit auch für die chemischen und biologischen Verhältnisse innerhalb der Kieler Bucht von grundlegender Bedeutung (Dietrich & Schott, 1974; Lenz, 1977a).

Die mittlere Wassertiefe der Kieler Bucht beträgt 17 m; größere Tiefen (28 m) sind lediglich in der Eckernförder Bucht, die durch ein ca. 30 m tiefes Rinnensystem mit der Beltsee in Verbindung steht, anzutreffen. Im Süden der Kieler Bucht schließt sich, hydrographisch abgegrenzt durch die Friedrichsorter Schwelle, die Kieler Förde an. Durch den Wasserzufluß aus der Schwentine und zeitweise auch aus dem Nord - Ostsee - Kanal sowie durch Einleitungen von Abwässern der Stadt Kiel und den Gemeinden des Ostufers kann die Kieler Förde als ein eutrophiertes Gewässer definiert werden (Stienen, 1986).

Auf 3 Ausfahrten (22. Mai, 19. Juni und 14. August 1990) erfolgten an je einer Station in der Kieler Bucht und Kieler Förde (Abb. 2.1) die Probennahmen. Die Station A ist durch ihre Lage im zentralen Becken der Kieler Förde ($54^{\circ}21,60'N$; $10^{\circ}10,20'E$; Bodentiefe 12 m) auf der Höhe von Bellevue (Abb. 2.1) wahrscheinlich in die Hauptwasserzirkulation der Innenförde eingebunden und wird somit von den limnischen Zuflüssen aus der Schwentine und dem Nord - Ostsee - Kanal nicht direkt beeinflusst. Die Station BE ($54^{\circ}32,24'N$; $10^{\circ}13,32'E$; Bodentiefe 28 m) liegt am nördlichen Eingang der Eckernförder Bucht (Boknis Eck). Nach den Untersuchungen von v. Bodungen (1975) ist diese Station für die Verhältnisse in der offenen Kieler Bucht repräsentativ.

Die Auswahl dieser Stationen sollte einerseits die Möglichkeit eröffnen, repräsentative Ergebnisse für die Kieler Förde und Kieler Bucht zu erhalten, andererseits sollte sie als Beispiel für die Struktur pelagialer Systeme in einem eutrophierten Ästuar bzw. küstennahen Wasserkörper dienen. Der Untersuchungszeitraum ermöglicht die Interpretation der Daten unter dem Aspekt der Organisation von pelagialen Ökosystemstadien vom späten Frühjahr bis zum Spätsommer, wobei aufgrund der *Euler'schen Untersuchungsstrategie* die einzelnen Stadien jedoch eher als jahreszeitlich beeinflusste Wasserkörper denn als direkte biologische Sukzession innerhalb des Pelagials definiert werden müssen.

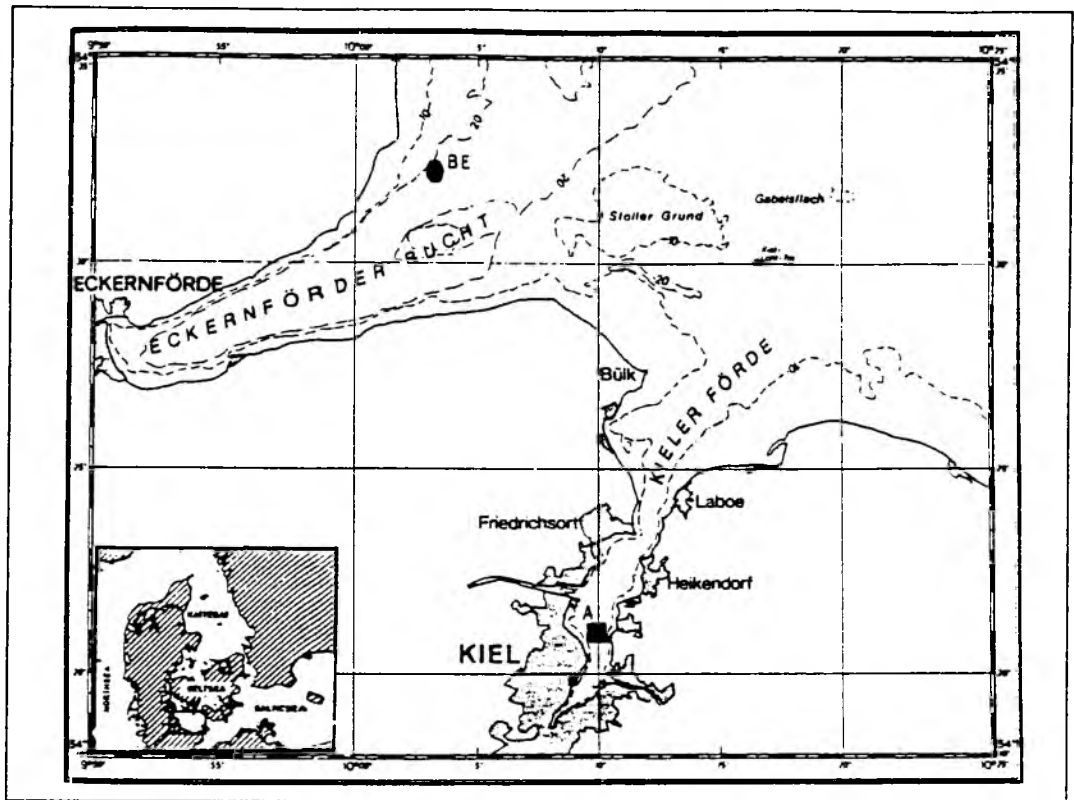


Abb. 2.1: Lage der Stationen in der Kieler Bucht und Kieler Förde (Mai - August, 1990). BE = Boknis Eck, A = Innenförde.

2.1.2. Zentrale Ostsee

Entscheidend für die hydrographischen Bedingungen in der zentralen Ostsee ist zum einen die Süßwasserzufuhr, die jährlich zu zirka 1/45 zum gesamten Ostseevolumen beiträgt (Graßhoff, 1974) und zum anderen die Bodentopographie, die ein System von Becken und teilweise recht flachen Schwellen aufweist (Dietrich & Köster, 1974). Der vor allem im Osten festländische Abfluß von Süßwasser führt, bedingt durch die Dichteunterschiede, zu einem Druckgefälle ausgehend von der östlichen Ostsee hin zum Kattegat, woraus eine Gefälleströmung des leichten Oberflächenwassers zum Kattegat resultiert. Ein Einstrom von salzreichem, schwerem Nordseewasser vollzieht sich unterhalb des leichteren Ostseewassers, um einen Teil der ausfließenden Wassermassen zu kompensieren sowie aufgrund von häufigen westlichen Windlagen.

Durch die jeweiligen Satteltiefen der Schwellen wird eine Art Filterwirkung auf die Dichte des von Westen eindringenden Wassers ausgeübt. In den meisten Fällen gelangt nur Wasser mit einer im Vergleich zum Bodenwasser geringeren Dichte über die Schwellen, das sich dann im Bornholm- und Gotlandbecken nur über das bereits vorhandene Wasser höherer Salinität schieben kann. Oberhalb dieser beiden Wasserkörper schließt sich das sogenannte Winterwasser an, das durch die winterlichen Abkühlungen abgesunkenes Oberflächenwasser darstellt. Dieser Wasserkörper ist durch eine starke haline Sprungschicht von dem salzreicheren

Tiefenwasser getrennt und markiert somit gleichzeitig die untere Grenze der Konvektionsprozesse. Eine weitere vertikale Strukturierung der Wassersäule erfolgt in den Sommermonaten durch Ausbildung einer homogenen Deckschicht mit einer darunterliegenden Temperatursprungschicht als Folge des Wärmefflusses im oberflächennahen Bereich.

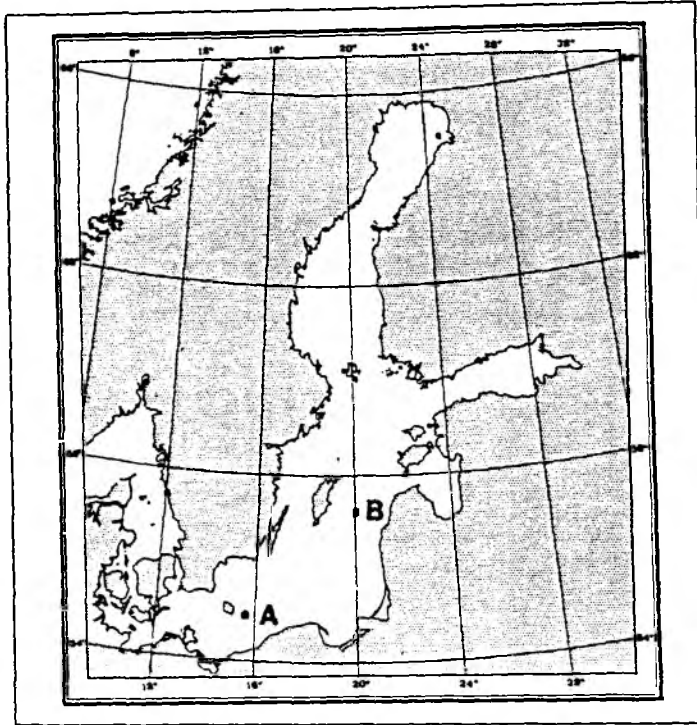


Abb. 2.2: Lage der Stationen in der Bornholm- und östlichen Gotlandsee während der 16. ALKOR - Reise, 'BEBOP 90' (30. Juli - 10. August, 1990). A = Driftgebiet I, B = Driftgebiet II.

Die Probennahmen in der zentralen Ostsee (Bornholm- und Gotlandsee) erfolgten vom 31. Juli bis zum 08. August 1990 während der 16. ALKOR - Reise 'BEBOP 90' (Baltic Extensive Bluegreen algae OPERATION). Im Vordergrund dieses Forschungsprogrammes stand die Untersuchung über die Entwicklung und Sedimentation der sommerlichen Blaualgenblüten sowie deren Bedeutung für die Stickstoffbilanz der zentralen Ostsee und trophischen Verknüpfungen im Nahrungsnetz. Um zeitliche Prozesse unbeeinflusst von advektiven Prozessen untersuchen zu können (*Lagrange'sche Untersuchungsstrategie*), wurde der zu beprobende Wasserkörper mittels einer in 70 m hängenden, frei driftenden Sinkstoff - Doppelfalle, die mit einer Oberflächenboje ausgestattet war, markiert. Das erste Driftexperiment (31. Juli bis 03. August) wurde in der Bornholmsee und das zweite (05. bis 08. August) in der östlichen Gotlandsee durchgeführt. Die Lage der Driftstationen sowie die einzelnen Stationspositionen sind in Abb. 2.2 und Tab. 2.1 wiedergegeben.

Die Einbindung mikrobiologischer Variablen in dieses Projekt sollte zum einen die Abundanz und Biomasse der chroococcalen *Pikocyanobakterien* aufklären und zum anderen die Bedeutung der heterotrophen bakteriellen Biomasse und Aktivität für das pelagische System abschätzen. Da die Untersuchungen im Hoch-

sommer durchgeführt werden sollten, konnte in den Untersuchungsgebieten eine stabile thermische Schichtung der Wassersäule angenommen werden, die zu oligotrophen Verhältnissen in der oberen Deckschicht führt. Die vorgefundenen pelagischen Strukturen können somit als Beispiel für die Organisation und Dynamik oligotropher, mesohaliner Ökosysteme herangezogen werden und eine Abschätzung der durch Bakterien vermittelten Energie- und Stoffflüsse ermöglichen.

Tab. 2.1: Stationen in der Bornholm- und östlichen Gotlandsee während der 16. ALKOR - Reise 'BEBOP 90' (30. Juli - 10. August, 1990).

Station	Datum	Position
195	31. Juli	55°14,92'N; 15°59,95'E
196	01. August	55°15,56'N; 15°56,90'E
197	02. August	55°18,06'N; 15°48,08'E
199	03. August	55°14,62'N; 15°57,00'E
206	05. August	57°21,70'N; 20°06,60'E
207	06. August	57°18,13'N; 20°06,00'E
208	07. August	57°20,30'N; 20°07,30'E
209	08. August	57°20,09'N; 20°03,42'E

2.1.3. Zingster Strom

Im Verlauf der mecklenburgischen Küste zwischen Rostock und Stralsund bilden das Fischland, der Darß und der Zingst eine Halbinsel. Zwischen dieser Halbinsel und dem Festland liegt eine Kette von seichten Bodden (mittlere Tiefe 2 - 3 m), die im Osten eine schmale Verbindung zur Ostsee aufweisen. Die Bodden entstanden aus Schmelzwasserrinnen während der letzten Eiszeit. Erst mit dem Anstieg des Meeresspiegels vor 7000 Jahren und der Umformung der 3 eiszeitlichen Inselkerne Fischland, Altdarß und Zingst zu einer Halbinsel aufgrund von Verlandungsprozessen und Akkumulationswällen konnte dieses Boddengebiet geformt werden (Queißner & Lipfert, 1977).

Die Bodden ähneln mit ihren teilweise verschliffen und verlandeten Ufern hypertrophen Binnenseen. Charakteristisch für diese Gewässer ist ein hoher Nährsalzeintrag aus zahlreichen Bächen und zwei Flüssen (Recknitz und Barthe), die zum größten Teil durch landwirtschaftlich intensiv genutzte Flächen fließen. Des weiteren erklärt sich der hypertrophe Status durch die sich aus der geringen Tiefe der Gewässer ergebende Sedimentnähe sowie durch die insgesamt niedrige Wasseraustauschrate mit der Ostsee.

Vom 12. - 19. Juni 1990 wurde von der Sektion Biologie der Universität Rostock in Zusammenarbeit mit der Abteilung Marine Mikrobiologie des Instituts für Meereskunde Kiel ('RoKi 90') im Zingster Strom (Abb. 2.3) ein gemeinsames Experiment durchgeführt, um die Reaktion des planktischen Systems auf die Zugaben von Nährsalzen ('bottom - up' - Effekt) zu untersuchen. Darüber hinaus befaßte sich diese Untersuchung mit der Frage, ob das Bakterioplankton unter diesen hypertrophen Bedingungen tageszyklische Veränderungen aufweist und somit in enger Beziehung zu der an die Tageszeit gebundene Produktionsaktivität des Phytoplanktons steht. Das Probenwasser aus dem Zingster Strom wurde in zwei Polyethylensäcke (Tiefe 1 m, Wasservolumen 1 m³, Öffnungsfläche ca. 1 m²) gefüllt und mittels eines Schwimmgestells im Zingster Strom

fixiert (Abb. 2.3). Ein Polyethylensack (Kompartiment B) wurde am 06. Juni mit $100 \mu\text{M NaNO}_3 \text{ dm}^{-3}$ und $10 \mu\text{M KH}_2\text{PO}_4$ sowie am 12. Juni mit $2 \mu\text{M KH}_2\text{PO}_4$ angereichert, während der zweite Polyethylensack (Kompartiment A) als Kontrolle diente. Vom 13. bis 14. Juni wurden über die Zeitdauer von 24 Stunden in einem 3 - stündigen Rhythmus Proben aus beiden Säcken und zusätzlich aus dem Zingster Strom entnommen. Die aus diesem Experiment erarbeiteten Daten über die vorgefundenen pelagischen Strukturen innerhalb der Polyethylensäcke und des Zingster Stromes sollen eine qualitative und quantitative Abschätzung der durch Bakterien initiierten Energie- und Stoffflüsse in hypertrophen Systemen erlauben.

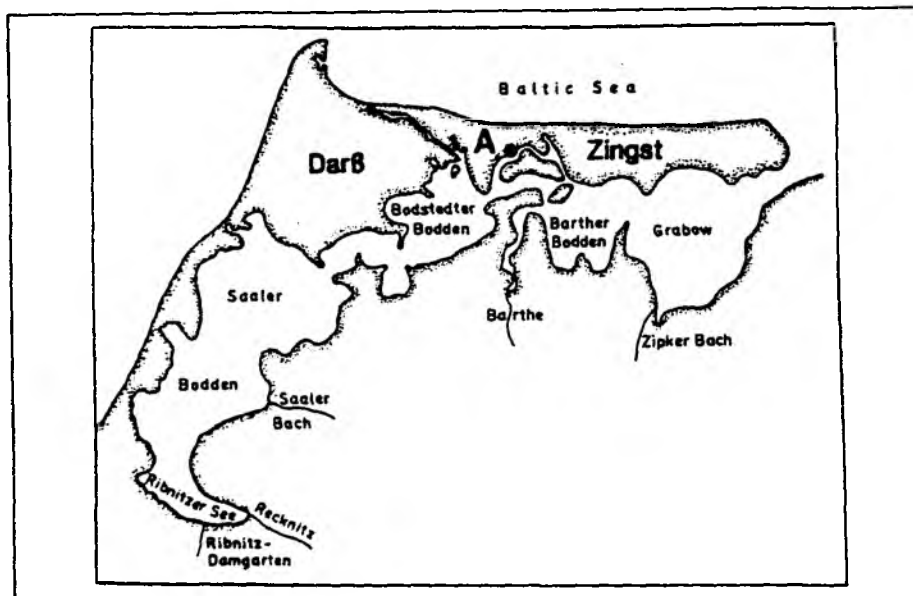


Abb. 2.3: Lage der Probenstation und Wassereinschlüsse (A) im Zingster Strom (12 - 19. Juni, 1990).

2.1.4. Nordostatlantik

Die auf der 10. METEOR - Reise aufgesuchten Stationen liegen im Westwindgürtel (Westerlies) der nördlichen Hemisphäre. Als dominierende Oberflächenströmung wirkt in diesem Meeresgebiet der Nordatlantische Strom, der die nördliche Komponente des antizyklonalen Wirbels im Nordatlantik darstellt (Pollard & Pu, 1985). Der obere Wasserkörper in den Untersuchungsgebieten wird vom Nord - Ost - Atlantischen - Zentralwasser gebildet (Sverdrup et al., 1942; Emery & Meincke, 1986). Durch Mäandrierungen von Meeresströmungen können zyklonale und antizyklonale mesoskalige Wirbelstrukturen ausgebildet werden, die sich zumeist vom Strom entfernen und den jeweilig eingeschlossenen Wasserkörper mit sich führen. Als weiterer Entstehungsort für südlich ziehende, zyklonale Wirbel kommt die ozeanische Polarfront in Betracht (Dietrich et al., 1975). Sowohl Wirbel als auch Oberflächenströmungen prägen somit, bezogen auf eine Position, innerhalb kurzer Zeitskalen das Bild einer heterogenen, hydrographischen Situation.

Hinsichtlich der Hydrographie dieses Meeresgebietes kommt jedoch der jährlichen Amplitude der Ober-

flächentemperatur eine weitaus größere Bedeutung zu. Hieraus resultieren zwei für die Biologie des Pelagials wichtige hydrographische Prozesse. Im Winter stellt sich von der Oberfläche bis zu 2000 m eine Homothermie des Wassers ein, was eine tiefgreifende thermische Konvektion ermöglicht, die der Oberfläche nährstoffreiches Wasser zuführt. Während der Frühlings- und Sommerphase bildet sich eine Temperatursprungschicht aus, die - dem klassischen Modell der *kritischen Tiefe* (Sverdrup, 1953) folgend - lediglich in diesen Monaten eine positive Netto - Primärproduktion erlaubt. Bezogen auf die globale Skala resultiert aus beiden Prozessen eines der stärksten saisonalen Signale für die Pigmentkonzentration während der Frühljahrsblüte, was mit Hilfe eines satellitengestützten Coastel - Zone - Color - Scanners (CZCS) für den Nordatlantik nachgewiesen werden konnte (Esaias et al., 1986).

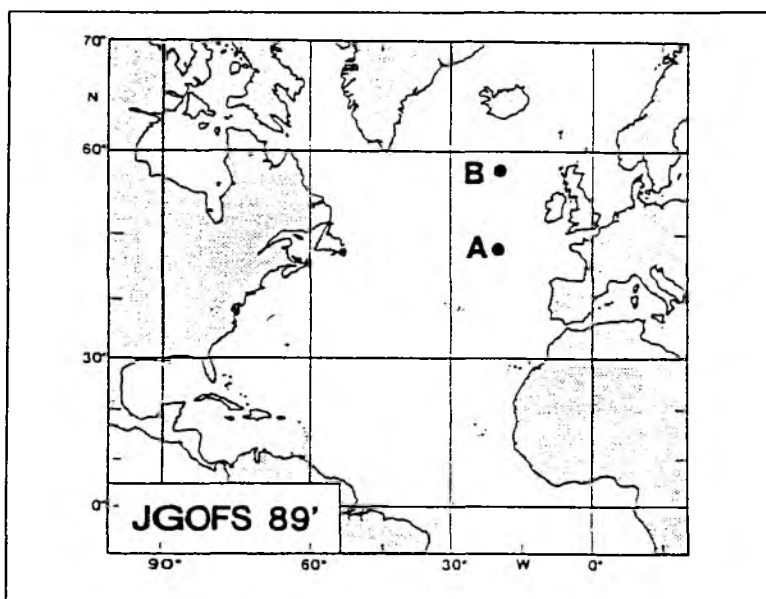


Abb. 2.4: Lage der Driftstationen (M 10/2) und Probenstationen (M 10/4) im Nordostatlantik (02. Mai bis 12. Juni und 15. Juli bis 31. August, 1989). A = 1. Driftgebiet (M 10/2), B = 2. Driftgebiet (M 10/2); A und B = Untersuchungsgebiete während des Fahrtabschnittes M 10/4.

Die Probennahmen im Nordostatlantik erfolgten auf den Fahrtabschnitten M 10 / 2 (02. Mai bis 12. Juni 1989) und M 10 / 4 (15. Juli bis 31. August 1989). Auf beiden Fahrtabschnitten wurden die Proben in der Region A (46°N, 18°W) und Region B (57°N, 21°W) genommen (siehe Abb. 2.4). Eingebunden in die METEOR - Reise Nr. 10 war die Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS). Dieses für die 90er Jahre geplante internationale Projekt befaßt sich mit der Fragestellung, inwieweit die Ozeane in die globalen biogeochemischen Umsatzprozesse von CO₂ und die damit assoziierten biogenen Elemente (z. B. N und P) involviert sind. Die übergreifenden Ziele dieses Forschungsvorhabens, das in Form einer Pilotstudie durchgeführt wurde, konzentrierten sich auf die Verfolgung der Frühljahrsblüte des Phytoplanktons und die Quantifizierung der Prozesse im offenen Ozean, die für die primäre Bildung von Partikeln und gelösten Substanzen unter Frühljahrsbedingungen verantwortlich sind.

Tab. 2.2: Stationen der MEYER - Reise Nr. 10 im Nordostatlantik während der Fahrtabschnitte 2 (02. Mai bis 12. Juni, 1989) und 4 (15. Juli bis 31. August, 1989).

Station	Datum	Fahrtabschnitt	Position
437	08. Mai	M 10/2	46°30,40'N; 19°03,20'W
438	09. Mai	M 10/2	46°24,10'N; 19°02,70'W
443	10. Mai	M 10/2	46°17,17'N; 18°56,50'W
448	11. Mai	M 10/2	46°15,00'N; 18°15,00'W
453	12. Mai	M 10/2	46°14,20'N; 18°38,10'W
458	13. Mai	M 10/2	46°14,10'N; 18°26,14'W
463	14. Mai	M 10/2	46°16,00'N; 18°16,70'W
468	15. Mai	M 10/2	46°23,50'N; 18°08,40'W
473	16. Mai	M 10/2	46°29,50'N; 18°01,90'W
478	17. Mai	M 10/2	46°29,50'N; 18°01,90'W
484	18. Mai	M 10/2	46°26,30'N; 17°47,30'W
488	19. Mai	M 10/2	46°21,30'N; 17°47,60'W
493	20. Mai	M 10/2	46°19,20'N; 17°49,10'W
499	21. Mai	M 10/2	46°12,90'N; 17°51,10'W
505	22. Mai	M 10/2	46°26,50'N; 20°00,40'W
518	23. Mai	M 10/2	48°03,50'N; 18°17,80'W
563	29. Mai	M 10/2	57°57,30'N; 21°57,40'W
567	30. Mai	M 10/2	57°57,40'N; 22°14,50'W
572	31. Mai	M 10/2	57°44,00'N; 22°36,80'W
579	01. Juni	M 10/2	57°42,00'N; 22°58,30'W
584	02. Juni	M 10/2	57°38,60'N; 23°08,50'W
589	03. Juni	M 10/2	57°38,90'N; 23°17,00'W
594	04. Juni	M 10/2	57°39,60'N; 23°35,10'W
599	05. Juni	M 10/2	57°43,90'N; 23°54,30'W
601	05. Juni	M 10/2	57°46,40'N; 24°01,40'W
604	06. Juni	M 10/2	57°53,20'N; 24°17,40'W
609	07. Juni	M 10/2	58°04,60'N; 24°34,30'W
616	08. Juni	M 10/2	58°18,20'N; 24°40,00'W
716	22. Juli	M 10/4	59°15,51'N; 21°05,82'W
726	23. Juli	M 10/4	59°15,88'N; 21°05,04'W
744	28. Juli	M 10/4	59°15,80'N; 21°05,58'W
766	01. August	M 10/4	59°16,76'N; 21°04,62'W
771	02. August	M 10/4	59°16,25'N; 21°04,23'W
779	03. August	M 10/4	59°15,85'N; 21°03,99'W
826	12. August	M 10/4	47°16,00'N; 19°33,72'W
827	15. August	M 10/4	47°22,22'N; 19°41,22'W
829	15. August	M 10/4	47°20,22'N; 19°41,20'W
847	19. August	M 10/4	47°24,49'N; 19°42,60'W
848	19. August	M 10/4	47°21,90'N; 19°43,11'W
853	20. August	M 10/4	47°25,61'N; 19°46,77'W
869	23. August	M 10/4	47°15,44'N; 19°33,95'W

Während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 wurden die Untersuchungsgebiete A und B (Abb. 2.4), der Frühjahrsentwicklung des Planktons folgend, von Süd nach Nord angelaufen. Dementgegen wurden auf dem Fahrtabschnitt M 10 / 4 die Untersuchungsregionen, die sich nun in einer Sommersituation befanden, von Nord nach Süd aufgesucht. Datum, Fahrtabschnitt und Position aller beprobten Stationen sind in der Tabelle 2.2 aufgelistet. Die pelagischen Messungen während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 erfolgten in beiden Untersuchungsgebieten auf Driftstationen in Form von Zeitserien. Drifterpositionen und Driftbahnen der Untersuchungsgebiete A und B sind in den Abbildungen 2.5 und 2.6 dargestellt. Die Messungen auf dem Fahrtabschnitt M 10 / 4 konnten, bedingt durch das Fehlen eines einsetzbaren Driftsystems, lediglich nach dem *Euler'schen Prinzip* erfolgen. Außerdem wurden keine chemischen und planktologischen Daten ermittelt.

Die mikrobiologischen Fragestellungen im Rahmen der JGOFS - Pilotstudie waren in erster Linie darauf gerichtet, die Größenordnung des durch Bakterien vermittelten Kohlenstoffflusses in der oberen Wasserschicht eines nordatlantischen Hochseereals zu erfassen. Ein weiteres Ziel konzentrierte sich auf die

qualitativen und quantitativen Beziehungen der Bakterien zu weiteren biologischen Komponenten innerhalb eines pelagischen Hochseesystems. Die Teilnahme an zwei Fahrabschnitten sollte zudem die Möglichkeit eröffnen, die auf dem Fahrabschnitt M 10/2 erarbeiteten Daten bezüglich der Größenordnung und strukturellen Einbindung der Bakterien in die vorgefundenen pelagischen Systeme unter einem saisonalen Aspekt zu vergleichen. Des weiteren können die ermittelten Daten als Beispiel für ein von allochthonen Prozessen nahezu unbeeinflusstes marines Ökosystem herangezogen werden.

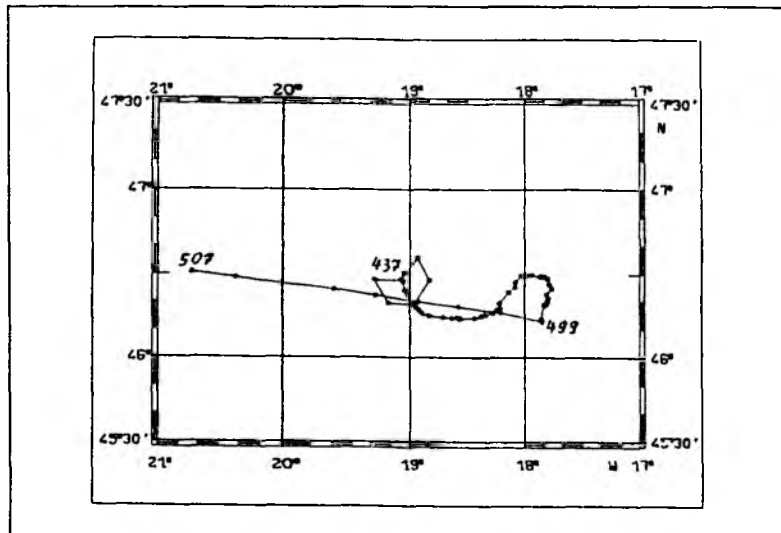


Abb. 2.5: Drifterpositionen und Driftbahn im Untersuchungsgebiet A während des Fahrabschnittes M 10/2 im Nordostatlantik, 1989. Aus: Zeitzschel et al. (1990).

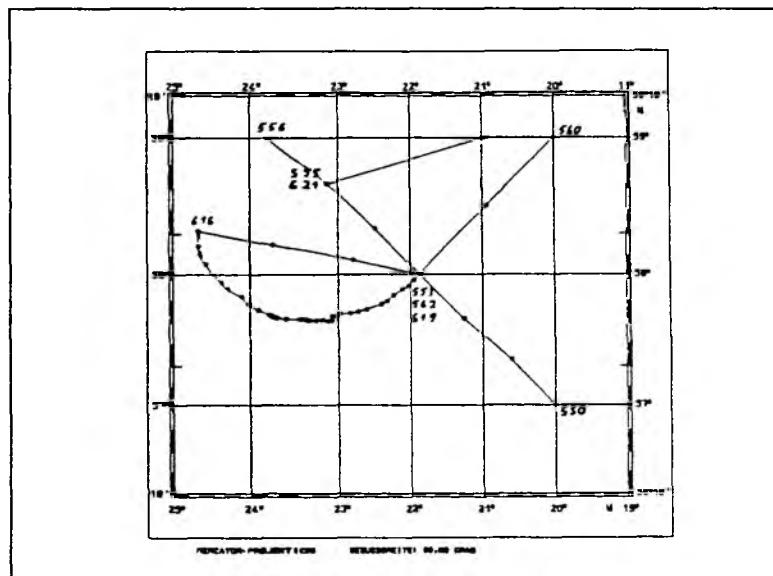


Abb. 2.6: Drifterpositionen und Driftbahn im Untersuchungsgebiet B während des Fahrabschnittes M 10/2 im Nordostatlantik, 1989. Aus: Zeitzschel et al. (1990).

Eine Kurzbeschreibung der Ökosysteme, der Probennahmestrategien sowie der primären und sekundären

Fragestellungen ist in der Tabelle 2.3 für alle Untersuchungsgebiete wiedergegeben und soll als Wegweiser durch diese Studie führen.

Tab. 2.3: Kurzbeschreibung der Ökosysteme, Probennahmestrategien sowie primäre und sekundäre Fragestellungen für die einzelnen Untersuchungsgebiete.

	Kieler Förde / Bucht	Zentrale Ostsee	Zingster Strom	Nordostatlantik
Ökosystem	eutroph; Ästuar	oligotroph; Brackwasser	hypertroph; Ästuar	eutroph (M10/2); Hochseeareal
Probennahme- strategie	Euler	Lagrange	Lagrange (Wasser- einschlüsse); Euler (Zingster Strom)	Lagrange M10/2 Euler M10/4
Primäre Frage- stellung	Analyse der Pelagialstrukturen sowie der durch Bakterien vermittelten Stoff- und Energieflüsse			
Sekundäre Fra- gestellungen	saisonale Entwickl. pelagialer Strukturen	mikrobiologische Prozesse in einem stratifizierten Wasserkörper	'bottom up' - Kontrolle; tageszyklische Rhythmik	Eddy-Dynamik; Vergleich Frühjahr/ Sommer-Phase

2.2. Probennahme

Bis auf die Wasserproben im Zingster Strom ('RoKi 90'), die mit Polykarbonatflaschen direkt aus dem angereicherten bzw. unbehandelten Wassereinschluß sowie aus dem Zingster Strom entnommen wurden, erfolgte die Probennahme in allen anderen Untersuchungsgebieten mit hydrographischen Wasserschöpfern.

In der Kieler Bucht und Kieler Förde wurde die vertikale Struktur der Wassersäule bis zum Sediment mit 6 bzw. 5 Wassertiefen aufgelöst. Aus der Bornholm- (mittlere Tiefe 80 m) und Gotlandsee (mittlere Tiefe 220 m) wurden 12 Wasserproben bis zu einer Tiefe von 70 m bzw. 100 - 150 m mit einer engeren Auflösung der Proben in der homogenen Deckschicht und der thermischen Sprungschicht entnommen. Während des 2. Fahrtabschnittes der 10. METEOR - Reise erfolgte die Festlegung der Probentiefen für das Epipelagial nach der Aufnahme eines Profils der *in vivo* - Fluoreszenz des Chlorophyll *a*. Insgesamt wurden maximal 12 Wassertiefen bis zu 500 m beprobt, wobei die meisten Proben aus der euphotischen Zone entnommen wurden. Für Tiefenprofile bis zum Sediment (Untersuchungsgebiet A ca. 4800 m, Untersuchungsgebiet B ca. 2800 m) wurden 12 - 15 Wassertiefen auf die gesamte Wassersäule verteilt. Auch auf dem Fahrtabschnitt M 10 / 4 konzentrierte sich die Probennahme auf die euphotische Zone. Bis 500 m Wassertiefe wurden insgesamt 12 Proben entnommen. Zusätzlich wurde auf diesem Fahrtabschnitt die Tiefsee von 3 - 500 m über dem Sediment beprobt.

Bei den im Boddengebiet durchgeführten Untersuchungen erfolgte nach der Probennahme zunächst eine Filtration der Proben durch ein 75 µm Edlstahtnetz, um größere Zooplankter und Detrituspartikel zu eliminieren. In allen anderen Untersuchungsgebieten schloß sich die Weiterverarbeitung der Proben direkt an die Probennahme an.

Um für die in dieser Arbeit diskutierten Daten einen möglichst breiten Informationshintergrund der abiotischen und biologischen Verhältnisse in den jeweiligen Untersuchungsgebieten zu erhalten, werden Meßreihen angesprochen, die nicht von mir durchgeführt wurden. Kollegen, die mir ihre Analysenergebnisse zur Verfügung stellten, sind in den Kapiteln 2.3. und 2.4. namentlich erwähnt. Ihnen allen sei an dieser Stelle nochmals ausdrücklich für die Bereitstellung ihrer Daten gedankt. Eine Differenzierung der in dieser Studie vorgestellten Daten in Eigen- und Fremdleistungen findet sich in der Tabelle 2.4:

Tab. 2.4: Zusammenfassung der in dieser Studie verwendeten Datenmatrix, differenziert in E = Eigenleistung, F = Fremdleistung und - = Variable nicht bestimmt.

	Kieler Bucht / Förde	Zentrale Ostsee	Zingster Strom	Nordostatlantik	
				M 10/2	M 10/4
TS	E	F	F	F	F
Licht	-	F	-	-	-
O ₂	E	-	-	-	-
Nährsalze (NO ₃ ; NO ₂ ; NH ₄ ; PO ₄ ; Si(OH) ₄)	E	F	F	F	-
POC / PON	E	E/F	E	F	-
part. PO ₄	-	E	-	-	-
Chl. <u>a</u>	E	E/F	E	F	-
Abundanz und Biomasse:					
Phytoplankton (Utermöhl)	E	-	-	F	-
Autotrophe Pikoflagellaten	E	E	E	-	-
Pikocyanobakterien	E	E	E	F	E
Heterotrophe Nanoflagellaten	E	E	E	-	-
Ciliaten und Tintinnen	E	-	-	-	-
Mikrozooplankton	-	F	-	-	-
Bakterien	E	E	E	E	E
pDNA	E	E	E	E	E
Primärproduktion	-	F	F	F	-
Exsudate	-	F	F	-	-
Mikrobielle Sekundärprodukt.	E	E	F	E	E

2.3. Abiotische Variablen

Unmittelbar vor der Probennahme wurden auf allen Ausfahrten Temperatur (T) und Salzgehalt (S) der Wassersäule gemessen. In der Kieler Bucht und Kieler Förde wurden die T - S - Messungen mit einem WTW - Conductormeter LF 191 in 1 m - Intervallen durchgeführt. Eine kontinuierliche Messung der T - S - Daten erfolgte in der zentralen Ostsee mittels einer ME - CTD - Sonde, während im Nordostatlantik eine Neil - Brown - CTD - Sonde zum Einsatz kam. Die Messung von Temperatur und Salinität im Zingster Strom erfolgte mit einem Conductormeter. Bis auf die T - S - Daten der Kieler Bucht und Kieler Förde wurden sie freundlicherweise von den an den Ausfahrten bzw. am Experiment im Boddengebiet teilnehmenden Arbeitsgruppen (zentrale Ostsee: A. Stühr, O. Haupt und M. Reckermann; Zingster Strom: Mitarbeiter der Universität Rostock; Nordostatlantik Fahrabschnitt M 10 / 2: S. Podewski und G. Saure; Nordostatlantik Fahrabschnitt M 10 / 4: F. Nyffeler und C. - H. Godet) zur Verfügung gestellt.

Die Messungen der anorganisch gelösten Nährsalze Silikat, Nitrit, Nitrat und Phosphat wurden nach den

von Graßhoff et al. (1983) angegebenen Methoden durchgeführt. Für die Kieler Bucht und Kieler Förde erfolgte die Bestimmung der Nährsalze aus tiefgefrorenen Proben. Nach Kremling & Wenk (1986) hat das Einfrieren von Nährstoffproben keinen signifikanten Einfluß auf die Meßergebnisse. Alle anderen Nährstoffproben wurden unmittelbar nach Probennahme von der jeweiligen Arbeitsgruppe (zentrale Ostsee: A. Stühr; Zingster Strom: Mitarbeiter der Universität Rostock; Nordostatlantik Fahrtabschnitt M 10 / 2: A. Wenk & P. Streu) analysiert. Auf dem Fahrtabschnitt M 10 / 4 wurden keine Nährstoffanalysen vorgenommen.

Die Messung der Sauerstoffsättigung in der Kieler Bucht und Kieler Förde erfolgte mit einer Sauerstoffsonde (WTW - Oximeter OXI 196).

2.4. Biologische Variablen

Für einige Variablen wurden fraktionierende Filtrationen durchgeführt. Mit Ausnahme der $< 100 \mu\text{m}$ - Fraktion (Netzgaze) erfolgten diese Filtrationen durch Nuclepore - Filter unterschiedlicher Porengröße. Die Größenfraktionierung wurde in den meisten Fällen 'direkt', d. h. unter Verwendung von Filtern mit gewünschter Porenweite durchgeführt, woraus eine Meßgrößenpräfix '≥' resultiert. In der zentralen Ostsee wurde aufgrund der zusätzlichen Größenfraktionierungen zur Bestimmung von POC (partikulärer organischer Kohlenstoff) und PON (partikulärer organischer Stickstoff), deren Analyse nur mit Glasfaserfiltern erfolgen kann, die Aufspaltung in einzelne Größenklassen mittels einer 'Vorfiltration' mit entsprechenden Nuclepore - Filtern vorgenommen und das Filtrat anschließend erneut filtriert. Aus Gründen der Vergleichbarkeit wurden in diesem Experiment für die Variablen Chlorophyll a, partikuläres Gesamtphosphat, POC und PON Whatman GF/F - Filter gewählt, während die pDNA - Bestimmung 0,2 μm Nuclepore - Filter erforderte. Den auf diese Weise 'indirekt' gewonnenen Größenfraktionen muß als Präfix ein '<' vorangestellt werden.

2.4.1. Messung planktologischer und mikrobiologischer Variablen

Der Gehalt an Chlorophyll a wurde in der Kieler Bucht und Kieler Förde sowie während der Untersuchungen im Zingster Strom fluorimetrisch (Exzitation 430 nm; Emission 665 nm) nach spektrophotometrischer Kalibrierung (Chlorophyll Standard: *Anacystis nidulans*; Sigma C 6144) bestimmt. Filtriert wurden die Chlorophyll a - Proben auf Whatman GF/F - Glasfaserfilter und anschließend 24 Stunden mit 96 %igem Ethanol extrahiert. Die methodische Grundlage der Ethanolextraktion wurde von A. - M. Jespersen & K. Christoffersen (1987) publiziert. In der zentralen Ostsee (analysiert von O. Haupt und M. Reckermann) und im Nordostatlantik (Fahrtabschnitt M 10 / 2; analysiert von U. Junghans und E. Atmatzides) erfolgte die Chlorophyll a - Bestimmung nach Strickland & Parsons (1972) trichromatisch unter Verwendung der Berechnungsformel von Jeffrey & Humphrey (1975). Bei der Extraktion von Chlorophyll a mit Ethanol ergeben sich im Vergleich zur herkömmlichen Extraktion mit Aceton (Strickland & Parsons, 1972) nach Gocke (pers. Mitteilung) keine signifikanten Unterschiede.

Der POC - und PON - Gehalt der Wasserproben wurde mit Hilfe eines CHN - Analysers (Heraeus CHN - O - Rapid) ermittelt. Für die Filtration wurden vorgeglühte (2 h bei 600 °C) Whatman GF/F - Glasfaserfilter verwendet, die bis zur Weiterverarbeitung bei -18 °C aufbewahrt wurden. Die POC - und PON - Bestimmungen für den Nordostatlantik (Fahrabschnitt M 10 / 2) wurden von C. Stienen durchgeführt. Ein Teil der aus der zentralen Ostsee stammenden Proben wurde von D. Petersen und O. Haupt erarbeitet.

Die Daten des partikulären Gesamtphosphates liegen nur für die zentrale Ostsee vor. Analysiert wurde das partikuläre Gesamtphosphat der Wassersäule von O. Haupt und M. Reckermann, während für das Fraktionierungsexperiment Probennahme und Bestimmung vom Autor durchgeführt wurden. Die Analyse erfolgte nach Graßhoff et al. (1983).

Die Messung der Netto - Primärproduktion erfolgte mit der ^{14}C - Methode (Steemann Nielsen, 1952) unter *in - situ* - Bedingungen. Die Inkubationsdauer im Nordostatlantik (Fahrabschnitt M 10 / 2) betrug 12 - 14 Stunden (C. Stienen, pers. Mitteilung) und in der zentralen Ostsee 4 Stunden (M. Reckermann, pers. Mitteilung), während die Proben aus den Experimenten in Zingst über einen Zeitraum von 3 Stunden (U. Schiewer, pers. Mitteilung) inkubiert wurden. In der zentralen Ostsee und in den Wassereinschlüssen des Zingster Stromes wurden zusätzlich Messungen der Exsudationsraten durchgeführt. Per Definition wurden sie in der zentralen Ostsee aus Filtraten $< 0,2 \mu\text{m}$ (M. Reckermann) und während der Untersuchungen in Zingst aus Filtraten $< 0,1 \mu\text{m}$ (U. Schiewer) bestimmt.

Die Zellzählungen von Phytoplankton, Ciliaten und Tintinnen in der Kieler Bucht und Kieler Förde wurden nach Utermöhl (1958) durchgeführt, die Bestimmung der Artenzusammensetzung erfolgte nach Drebes (1974) und Pankow (1976). Mit Hilfe eines vom Autor geschriebenen Computerprogrammes (PHYCOUNT) erfolgte die Berechnung des Phytoplanktonkohlenstoffes sowie der Ciliaten- und Tintinnenbiomasse. In Ergänzung und Abwandlung zu den Empfehlungen von Smetacek (1975) und Edler (1979) wurde der Zellkohlenstoff der auf geometrische Grundformen reduzierten Phytoplanktonzellen errechnet.

Die Gesamtbakterienzahl sowie die Zahlen der Pikocyanobakterien, der heterotrophen Nanoflagellaten und der autotrophen Pikoflagellaten ($\leq 3 \mu\text{m}$) wurden mit einem Zeiss Epifluoreszenzmikroskop (Exzitation: 450 nm) bestimmt. Zur Fixierung der Proben wurde Glutaraldehyd (Endkonzentration: 0,3 %) verwendet. Innerhalb von spätestens 1 - 2 Tagen erfolgte die Filtration auf Irgalanschwarz vorgefärbten $0,2 \mu\text{m}$ Nuclepore - Filtern. Für die Färbung der Bakterien wurde Acridin - Orange (Merck), für die der heterotrophen Nanoflagellaten Proflavin (Sigma) eingesetzt (Hobbie et al., 1977 bzw. Haas, 1982 zitiert aus Galvao, 1990). Pikocyanobakterien und autotrophe Pikoflagellaten wurden aufgrund ihrer Autofluoreszenz ohne Anfärbung gezählt. Die Filter wurden auf einen mit Immersionsöl (für Pikocyanobakterien: Chroma - Immersionsöl, für alle anderen oben angeführten Organismengruppen: Cargille Typ A) benetzten Objektträger aufgezogen und bis zur Auszählung (maximal 1 Jahr) bei -18° C aufbewahrt. Nach Galvao (1984) bleiben die Zellzahlen der auf diese Weise behandelten Filter bis zu einem Jahr stabil. Bestimmt wurden die Zellzahlen (> 300 pro

Filter) mit dem 'Porton grid'. Die Gesamtbakterienzahlen aus der Tiefsee (Fahrabschnitt M 10 / 4) wurden von K. Lochte und die Ergebnisse der Pikocyanobakterienzählungen aus dem Nordostatlantik (Fahrabschnitt M 10 / 2) wurden von H. - G. Hoppe zur Verfügung gestellt.

Die Zelldimensionen für die Berechnung des Zellkohlenstoffgehaltes wurden mit Hilfe des 'Porton grid' bestimmt und entsprechend ihrer jeweiligen geometrischen Form in Zellvolumina umgerechnet. Für die Ermittlung der Gesamtbakterienbiomasse wurde der Kohlenstoffgehalt zum Zellvolumen in Relation gesetzt und mittels der nicht linearen Gleichung (nach Simon & Azam, 1989):

$$\text{Zellkohlenstoff} = \text{Zellvolumen}^{0,59} \cdot 88,6 \cdot 1,04878$$

berechnet. Die Berechnung der Pikocyanobakterienbiomasse erfolgte mit einem Zellvolumen - zum - Zellkohlenstoff - Konversionsfaktor von 0,165. Dieser Umrechnungsfaktor basiert auf den Annahmen, daß die Zelldichte der Pikocyanobakterien $1,1 \text{ g ml}^{-1}$ aufweist, daß das Trockengewicht 30 % des Feuchtgewichtes ausmacht und daß der Kohlenstoffgehalt 50 % des Trockengewichtes erreicht. Nur für die Ergebnisse der Pikocyanobakterienbiomasse aus dem Nordostatlantik wurde ein Konversionsfaktor von $0,19 \text{ pg C Zelle}^{-1}$ verwendet, der basierend auf Einzelmessungen der Zelldimensionen unter obigen Annahmen errechnet wurde. Mit einem Kohlenstoff - Konversionsfaktor von $0,22 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$ nach Börsheim & Bratbak (1987) erfolgte die Berechnung der heterotrophen Nanoflagellatenbiomasse. Die Abschätzung der autotrophen Pikoflagellatenbiomasse basiert auf einem Konversionsfaktor von 1 pg C / Zelle (Smetacek, 1975).

Die Messung der bakteriellen Netto - Sekundärproduktion erfolgte mit der [^3H - Methyl] - Thymidin - Methode (Fuhrman & Azam, 1980; Fuhrman & Azam, 1982). Zu einem Probenvolumen von 15 ml wurde, den in jedem Untersuchungsgebiet vorangestellten Experimenten zur Aufnahmekinetik folgend, im Nordostatlantik, in der Kieler Bucht und Kieler Förde sowie in der zentralen Ostsee 5 nM l^{-1} [^3H - Methyl] - Thymidin zugegeben und 1,5 Stunden bei *in situ* - Temperaturen inkubiert. Die Messung der bakteriellen Sekundärproduktion während des Experimentes im Boddengebiet wurde von K. Gocke & R. Koppe durchgeführt. Ein Probenvolumen von 3 ml wurde mit 20 nM l^{-1} [^3H - Methyl] - Thymidin versetzt und 15 Minuten bei *in situ* - Temperatur inkubiert. Für die Umrechnung der [^3H - Methyl] - Thymidin - Inkorporation in Zellproduktion wurde ein Faktor von $2,0 \cdot 10^{18} \text{ Zellen M}^{-1}$ inkorporiertem [^3H - Methyl] - Thymidin gewählt. Dieser Faktor basiert auf von H. W. Ducklow und T. Ietswaart während der JGOFS - Pilotstudie im Nordostatlantik durchgeführten Konversionsfaktor - Experimenten und liegt damit im Bereich der von Fuhrman & Azam (1982) empirisch und experimentell ermittelten Konversionsfaktoren ($1,7 - 2,4 \cdot 10^{18} \text{ Zellen M}^{-1}$ inkorporiertem [^3H - Methyl] - Thymidin). Die Umrechnung der Zell - in Kohlenstoffproduktion erfolgte wie für die Gesamtbakterienbiomasse nach der nicht linearen Funktion von Simon & Azam (1989). Für die aus dem Experiment in Zingst erhaltenen Rohdaten verwendete K. Gocke zur Berechnung der mikrobiellen Zellproduktion den von Riemann et al. (1987) vorgeschlagenen

Konversionsfaktor von $1,1 \cdot 10^{18}$ Zellen M^{-1} inkorporiertem [3H - Methyl] - Thymidin.

2.4.2. Messung des partikulären DNA - Gehaltes

Da sich ein Arbeitsschwerpunkt der Untersuchungen auf die Messung der partikulären DNA (pDNA) konzentrierte, eine Methodik die erst in jüngster Zeit in die marine Mikrobiologie eingeführt wurde, soll sie in diesem Kapitel ausführlich beschrieben werden. Die einzelnen, hier vorgestellten Analysenschritte basieren auf Experimenten von Paul & Myers (1982) sowie auf eigenen Untersuchungen, deren Ergebnisse in Kapitel 3.1. dokumentiert sind.

Durch $0,2 \mu m$ Nuclepore - Filter (25 mm) wurden Probenvolumina von 10 ml (Zingst) und 25 - 300 ml (andere Untersuchungsgebiete) filtriert und die Filter anschließend bis zur Analyse in Zentrifugenröhrchen bei $-18^\circ C$ gelagert. Für die 'direkte' Größenfraktionierung der pDNA mit Nuclepore - Filtern von $0,6 - 12 \mu m$ sowie $20 \mu m$ Gaze wurden in Abhängigkeit von der Wassertiefe und Porengröße zwischen 300 - 5000 ml Probenwasser filtriert, während bei der 'indirekten' Größenfraktionierung in der zentralen Ostsee die Filtration der Filtrate mit Volumina von 25 - 100 ml erfolgte. Die Analysen der pDNA - Proben wurden innerhalb eines Jahres nach Probennahme abgeschlossen, eine Zeitspanne, in der - wie entsprechende Experimente zeigten - keine signifikanten Veränderungen der pDNA - Konzentration eintraten.

Alle Analysenschritte der pDNA - Bestimmung wurden bei $+2$ bis $+4^\circ C$ durchgeführt, um die nach der Extraktion freigesetzten DNasen zu inhibieren. Um nicht zusätzlich DNasen von der Hautoberfläche in die Probe einzutragen und um eine Kontamination mit dem karzinogenen Fluorochrom Hoechst 33258 zu vermeiden, erfolgten alle Arbeiten mit Latex - Handschuhen. Die DNA - Standard - Stocklösung ergibt sich, indem 1 mg Kalbsthymus - DNA (Sigma DNA Type I) in 20 ml 1 molarem SSC - Puffer ($0,15 M NaCl$; $0,015 M Na - Citrat$; pH 7,0) gelöst und anschließend mit 1 molarem SSC - Puffer auf eine Konzentration von $10 \mu g DNA ml^{-1}$ verdünnt wird. Der DNA - Gehalt dieser Arbeitslösung wurde photometrisch durch die Messung der Absorption bei 260 nm überprüft und gegebenenfalls korrigiert. Aus der Hoechstfarbe 33258 (Sigma) wurde für drei aufeinanderfolgende Analysentage eine $1,5 \cdot 10^{-4}$ molare Stocklösung vorbereitet und für die Messungen auf $1,5 \cdot 10^{-6} M$ verdünnt, da die Haltbarkeit dieser Lösung auf ca. 4 Stunden begrenzt ist.

Zu den in den Zentrifugenröhrchen gelagerten Filtern wurden je 3 ml steril filtrierter 1 molarer SSC - Puffer pipettiert. Die sich anschließende Ultraschall - Zelldesintegration (Branson - Sonifier - B - 30) erfolgte mit einer Mikrospritze für 2 Minuten bei mittlerer Leistung (Hörschutz erforderlich !). Nach der Ultraschallbehandlung wurde die Mikrospritze mit 1 ml 1 molarem SSC - Puffer gespült und die pDNA - Probe bis zur Ultrazentrifugation im Kühlschrank aufbewahrt (maximal 30 Minuten). Die Zentrifugation erfolgte 15 Minuten bei 12000 g in einer Kühlzentrifuge ($+4^\circ C$). Für die unmittelbar folgende Fluoreszenzmessung wurde ein Spektralfluorimeter (Kontron SFM 25) auf eine Exzitationswellenlänge von 350 nm und eine Emissionswellenlänge von 450 nm eingestellt. Die Messung der relativen Fluoreszenz erfolgte nach einem

einheitlichen Meßprotokoll, indem zuerst die Eigenfluoreszenz der Probe bestimmt wurde, daran anschließend die Fluorochromzugabe erfolgte und abschließend der DNA - Standard zugesetzt wurde. Vor jeder Meßserie wurde mit Hilfe einer Standard - Konzentrationsreihe ($0,1 - 1 \mu\text{g DNA ml}^{-1}$) die Fluorochrom - Färbekapazität kontrolliert und der Fluorochrom - Blindwert in $\frac{1}{2}$ - Mikroküvetten ermittelt. Hierfür wurden, wie auch bei der Analyse der pDNA - Proben, $700 \mu\text{l}$ der zu analysierenden Lösung mit $300 \mu\text{l}$ der Fluorochrom - Arbeitslösung versetzt und - nach der Durchmischung mit einem Plastikspatel - gemessen.

Die Berechnung der pDNA - Konzentration erfolgte unter Berücksichtigung des Fluoreszenzblindwertes der Hoechstfarbe 33258 und der Eigenfluoreszenz der jeweiligen Probe, wobei der interne Standard - korrigiert um die Volumenzunahme durch die Standardzugabe - als Bezugsgröße für die absolute pDNA - Konzentration mit in die Berechnung eingeht.

3. Ergebnisse

3.1. Methodische Untersuchungen zur pDNA - Analyse

Einen grundlegenden Beitrag zur Messung der pDNA - Konzentration mit der Hoechstfarbe 33258 leisteten bereits Paul & Myers (1982). Die für die vorliegende Studie durchgeführten Experimente sind somit als Fortführung und Verifizierung ihrer Versuche zur Bestimmung des pDNA - Gehaltes mit dem Hoechstfluorochrom 33258 zu verstehen. Darüber hinaus sollten Teilaspekte der Methodik sowie alternative Verfahrensweisen untersucht werden.

Für die photometrische und fluorimetrische pDNA - Bestimmung stehen Farben und Fluorochrome mit unterschiedlicher Spezifität und Sensitivität (siehe Tab. 3.1) zur Verfügung, die bezüglich ihrer Eigenschaften eine mehr oder weniger aufwendige Methodik erfordern. Die Bestimmung des pDNA - Gehaltes aus Zellhomogenaten, die methodisch einfach herzustellen sind, limitiert die Auswahl der Farben auf 4',6 - diamidino - 2 - phenylindole (DAPI) und 2 - [2 - (4 - hydroxyphenyl) - 2 - benzimidazolyl] - 6 - [1 - methyl - 4 - piperazyl] benzimidazole trihydrochloride (Hoechstfarbe 33258). Bei Einsatz der oben genannten Farbstoffe wirkt sich weder die Anwesenheit von Nukleoproteinen noch das Vorhandensein von Ribonukleinsäuren (RNA) störend auf die Messung aus. Des weiteren können die in marinen Proben zu erwartenden geringen Konzentrationen der pDNA aufgrund der hohen Sensitivität dieser Fluorochrome analysiert werden. Vorversuche, in denen beide Fluorochrome auf ihre Eignung für die pDNA - Bestimmung aus Seewasser untersucht wurden, ergaben eine für diese Farbstoffe vergleichbare Reproduzierbarkeit der Meßergebnisse. Die Hoechstfarbe 33258 scheint jedoch das geeignetere Fluorochrom zu sein, da die DAPI - Moleküle eine um ca. 155 % höhere Eigenfluoreszenz und eine im Mittel um 67 % geringere Sensitivität aufweisen.

Die Hoechstfarbe bindet sich spezifisch und quantitativ an DNA (Latt & Stetten, 1976). In adenin- und thyminreichen Regionen der DNA erlangt das Fluorochrom seine höchste Fluoreszenz, während es in guanin- und cytosinreichen DNA - Abschnitten lediglich 50 % der Fluoreszenz erreicht (Weisblum & Haenssler, 1974). Nach Comings (1975) reagiert die Hoechstfarbe ohne Interkalierung in der Hauptrille der Doppelhelix wahrscheinlich durch eine hydrophobe Interaktion mit der Methylgruppe des Thymins. Die hohe Spezifität der Hoechstfarbe 33258 auf adenin- und thyminreiche Regionen der DNA erfordert eine Übereinstimmung des prozentualen Basenpaarverhältnisses zwischen dem eingesetzten DNA - Standard und den zu analysierenden Proben. Da für Mischpopulationen bisher noch keine Bestimmungen des Verhältnisses von Adenin (A) und Thymin (T) zu Guanin (G) und Cytosin (C) durchgeführt wurden, wird sowohl in der Literatur (z. B. Paul & Myers, 1982 und McCoy & Olson, 1985) als auch in dieser Arbeit von der Annahme ausgegangen, daß aufgrund der Heterogenität der Populationen das Basenpaarverhältnis der DNA (A - T zu G - C) zirka 50 % beträgt. Gemäß dieser Hypothese wurden bisherige mit dem Hoechstfluorochrom durchgeführte DNA - Bestimmungen mittels Kalbsthymus - DNA (z. B. Paul & Myers, 1982; McCoy & Olson, 1985; Paul et al., 1985; DeFLAUN et al., 1986) oder Heringssperma - DNA (Holzapfel - Pschorn et al., 1986; Schmitt - Biegel &

Obst, 1989), deren A - T - Anteil um 50 mol% (McCoy & Olson, 1985) ausmacht, geeicht. Eine ausführliche Diskussion der Standardisierung der pDNA - Messung erfolgt in Kapitel 4.1.4..

Tab. 3.1: Farben und Fluorochrome für die photo - und fluorimetrische DNA - Messung.

Farbe/Fluorochrom	Beschreibung/Reaktion	Referenz
diphenylamine	Reaktion mit 2 - Desoxyribose -> Farbentwicklung in 17 h. Limit: 5 µg DNA; photometrischer Nachw.	Burton (1968)
3,5-diaminobenzoic acid dihydrochloride (DABA)	Reaktion mit unsubstituiertem α-C von Aldehyden; aufwendige Methodik und Extraktion	Holm - Hansen et al. (1968) modifiziert nach: Kissane & Robins (1957)
adriamycin	photometrische Methode; Limit 1 µg DNA; RNA stört DNA- Bestimmung	Dalbrow & Bartuska (1979)
mithramycin	Extrem spezifisch auf G-C-Bereiche; nicht effektiv bei Anwesenheit von Nucleoproteinen	Groyer & Robel (1980)
4',6-diamidino-2-phenylindole (DAPI)	strukturell verwandt mit der Hoechstfarbe 33258; Blank höher als H. 33258; A-T spezifisch; Störung durch bi-valente- und Schwermetall-Kationen	Falkowski & Owens (1982) nach: Brunk et al. (1979)
Hoechstfarbe 33258 (Bisbenzimid)	bindet spezifisch und quantitativ an A-T-Bereiche; kaum Beeinflussung durch Salze, Tenside oder Matrixbestandteile der Probe; Eigenfluoreszenz gering	Paul & Myers (1982) nach: Cesarone et al. (1979)
ethidium bromide	sehr sensitiv; reagiert auch mit RNA -> Einsatz von RNasen notwendig	Dortch et al. (1983) nach: Le Pecq & Paoletti (1966)

Um den DNA - Hoechstfarbe 33258 - Fluoreszenzkomplex zu veranschaulichen und um die für das verwendete Fluorimeter optimale Wellenlängeneinstellung feststellen zu können, wurden Exzitations- und Emissionswellenlängen eines DNA - Standards von $0,12 \mu\text{g DNA ml}^{-1}$ (Kalbsthymus - DNA) in einem Bereich von 300 - 500 nm gemessen. Das Ergebnis dieses Versuches ist nach Abzug der Eigenfluoreszenzen aller beteiligten Reagenzien in der Abbildung 3.1 dargestellt. Deutlich zeigt sich ein monophasisches Fluoreszenzmaximum bei einer Exzitationswellenlänge von 350 nm und einer Emissionswellenlänge von 450 nm.

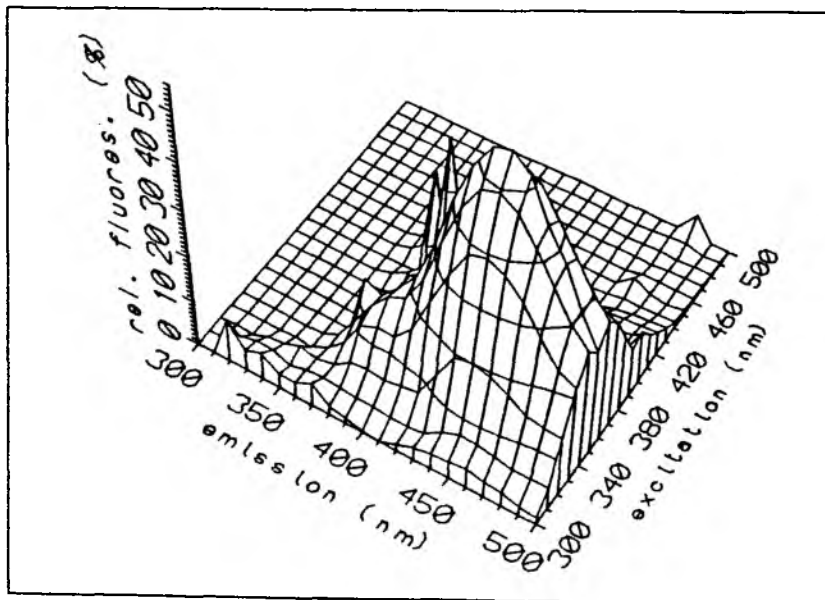


Abb. 3.1: Fluoreszenzspektrum des DNA - Hoechstfarbe 33258 - Farbkompleses nach Abzug aller Eigenfluoreszenzen.

Eine wichtige Voraussetzung für die Messung der pDNA beinhaltet ihre quantitative Isolierung aus den Zellen, um die gesamte pDNA erfassen zu können. Dieses gilt insbesondere für Proben aus dem marinen Bereich, da bis auf einige extreme Habitate (z. B. Ästuarregionen) und das Sediment nur geringe pDNA - Konzentrationen zu erwarten sind. Um für diese Arbeit die optimalste pDNA - Extraktionsmethode für den Probenaufschluß anwenden zu können, wurden unterschiedliche mechanische und chemische Extraktionstechniken hinsichtlich ihrer Tauglichkeit für die fluorimetrische pDNA - Bestimmung geprüft.

Auf ihre Eignung, die pDNA chemisch aus den Zellen zu extrahieren, wurden Aceton, Ethylenglycolmonomethylether, Trichloressigsäure (TCA) und Triton X - 100 getestet. Sowohl für Ethylenglycolmonomethylether als auch für Triton X - 100 ergab sich aufgrund ihrer hohen Eigenfluoreszenzen eine Herabsetzung der Meßsensitivität bei gleichzeitig geringer Aufschlußrate. Obwohl Aceton und TCA die Empfindlichkeit der Messung kaum beeinflussen, konnten für beide Reagenzien aufgrund geringer Aufschlußraten keine zufriedenstellenden Ergebnisse erzielt werden. In weiteren Versuchsreihen wurden biochemische Aufschlußverfahren, abgeleitet von Marmur (1961) und Mandel (1966), erprobt. Für den Zellaufschluß wurden Lysozyme, 20 %ige Sodiumdodecylsulfat - Lösung (SDS), 20 %ige KOH, 0,3 N NaOH sowie ihre Kombinationen in unterschiedlichen Pufferlösungen (SSC; TE = 2 mM EDTA und 40 mM Tris; TES = 50 mM EDTA, 50 mM Tris und 100 mM NaCl) geprüft. Die Puffer, die EDTA enthielten, zeigten ebenso wie die eingesetzten basischen Lösungen und SDS äußerst hohe Fluoreszenzblindwerte, so daß durch ihren Einsatz die Meßsensitivität erheblich herabgesetzt wird. Des weiteren können die hohen Eigenfluoreszenzen zu einer nicht unerheblichen Fehlerquelle im Analysenprozeß führen. Insgesamt betrachtet konnten auch unter dem Aspekt der Reproduzierbarkeit mit keiner getesteten biochemischen Methode zufriedenstellende Resultate erzielt werden.

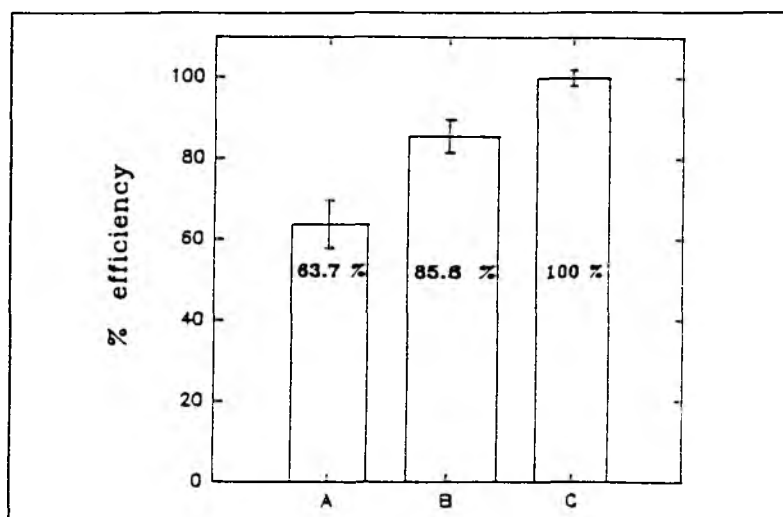


Abb. 3.2: Vergleich der mechanischen Extraktion von pDNA - Proben aus der Kieler Innenförde mittels Potter (A), Homogenisator (B) und Ultraschall (C).

Versuche, die pDNA mechanisch zu extrahieren (Abb. 3.2), wurden mit einem Potter, einem

Zellhomogenisator und einem Ultraschall - Zell - Desintegrator (Branson - Sonifier - B - 30) durchgeführt. Die höchste Aufschlußeffizienz wurde durch die Ultraschallung der Proben bewirkt, während nur 85,6 % relative Extraktionseffizienz mit dem Zellhomogenisator und 63,7 % mit dem Potter erreicht wurden.

Da bei der Ultraschallung der größte Teil der zugeführten, hochfrequenten Energie durch die Kavitationsprozesse in mikroskalige Druckunterschiede und Wärme transformiert wird, wurden mögliche destruktive Wirkungen des Ultraschalls auf DNA - Standardlösungen und pDNA - Proben untersucht. Außerdem sollten die Experimente zur Ultraschallung die optimalsten Bedingungen für eine vollständige pDNA - Extraktion erfassen, da sowohl Leistungsstufe als auch Beschallungsdauer gerätespezifisch sowie abhängig von der verwendeten Mikrospritze und der geometrischen Form des Extraktionsgefäßes sind. Die in der Abbildung 3.3 dargestellten Ergebnisse zeigen, daß ein negativer Einfluß des Ultraschalls auf die DNA - Standards bis zur maximalen Beschallung von 5 Minuten bei einer Leistungsstufe von 5 weder fluorimetrisch noch photometrisch festzustellen ist. Ein kompletter Aufschluß der pDNA - Proben erfolgte bereits nach einer Ultraschallbehandlung von 1 Minute (Leistungsstufe 5).

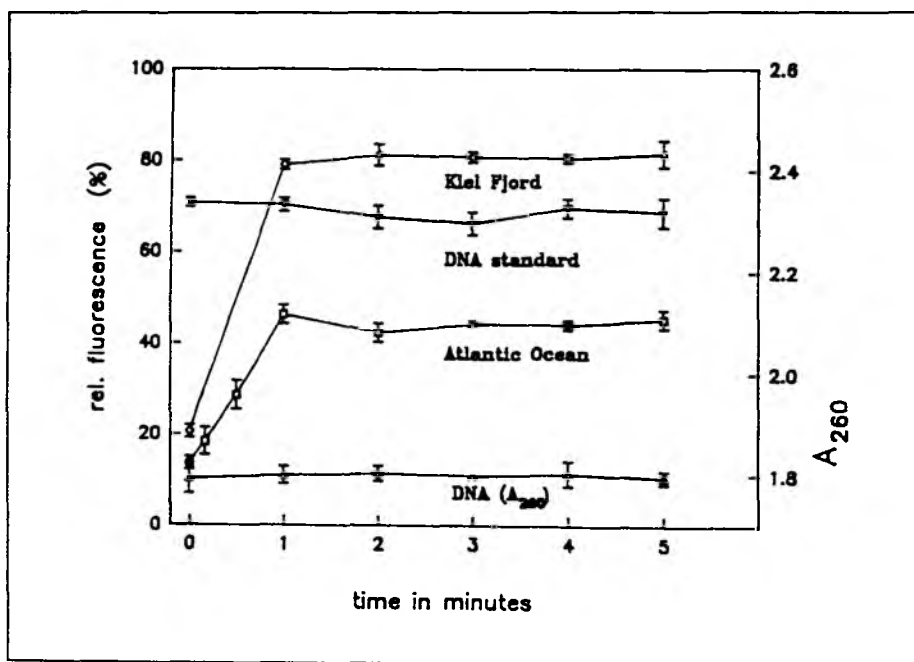


Abb. 3.3: Einfluß der Ultraschallung auf DNA - Standardlösungen (DNA (A_{260}) = $90 \mu\text{g ml}^{-1}$; DNA standard = $0,5 \mu\text{g ml}^{-1}$) und die Extraktion von pDNA - Proben. Rel. fluorescence (%) = Meßwerte des Fluorimeters.

Die durch Ultraschall freigesetzten Makromoleküle und Zelltrümmer adsorbieren einen Teil der empfangenen und emittierten Lichtenergie, was zu Störungen des Fluoreszenzsignals und zu einer Reduzierung der Meßsensitivität führt. Durch Zentrifugation der pDNA - Extrakte können diese Störungsquellen vermindert werden. Ein Vergleich von aufgeschlossenen pDNA - Proben, die einerseits ohne vorherige Zentrifugation andererseits nach einer Zentrifugation bei 5000 bzw. 12000 • g gemessen wurden,

führte zu folgenden Ergebnissen: setzt man die Fluoreszenz der pDNA - Proben, die bei $12000 \cdot g$ (12 Minuten) zentrifugiert wurden als 100 %, ergibt sich für $5000 \cdot g$ eine Fluoreszenzausbeute von durchschnittlich 44,4 %, während ohne vorangestellte Zentrifugation lediglich ein Fluoreszenzsignal von im Mittel 23,3 % zu verzeichnen ist.

Um die Sensitivität der Methodik weiter zu erhöhen, wurde das Fluoreszenzverhalten der pDNA - Proben in unterschiedlichen Küvettentypen untersucht. Getestet wurden 1 cm Makroküvetten, 0,4 cm $\frac{1}{2}$ Mikroküvetten und eine Durchflußküvette für das Kontron SFM 25 Fluorimeter. Im Mittel wurden mit der Makroküvette 13 %, mit der Durchflußküvette 33 % der relativen Fluoreszenz der $\frac{1}{2}$ Mikroküvette ermittelt. Für die beiden möglichen Stellungen einer $\frac{1}{2}$ Mikroküvette im Strahlengang eines Fluorimeters ergibt sich für die pDNA - Messung eine um 15 % höhere Fluoreszenzausbeute, wenn die breite Seite der Küvette dem Anregungslicht zugewandt und das schmale Fluoreszenzfenster der Küvette zur Linse für die Fluoreszenzmessung ausgerichtet ist.

Die Vorversuche zeigten, daß sich die Hoechstfarbe 33258 besonders bei geringen Konzentrationen als ein sehr labiles Fluorochrom erweist. Da für die quantitativen pDNA - Messungen dieser Sachverhalt von großer Bedeutung ist, wurden mit einer Arbeitslösung dieser Farbe DNA - Messungen zu unterschiedlichen Zeitpunkten vorgenommen. Aus der Abbildung 3.4 ergibt sich für einen Zeitraum von 5¼ Stunden bei der höchsten DNA - Konzentration ($0,8 \mu g ml^{-1}$) ein Fluoreszenzabfall von 22 %, während bei der mittleren Konzentration ($0,4 \mu g ml^{-1}$) eine Fluoreszenzreduzierung von 6 % zu verzeichnen ist.

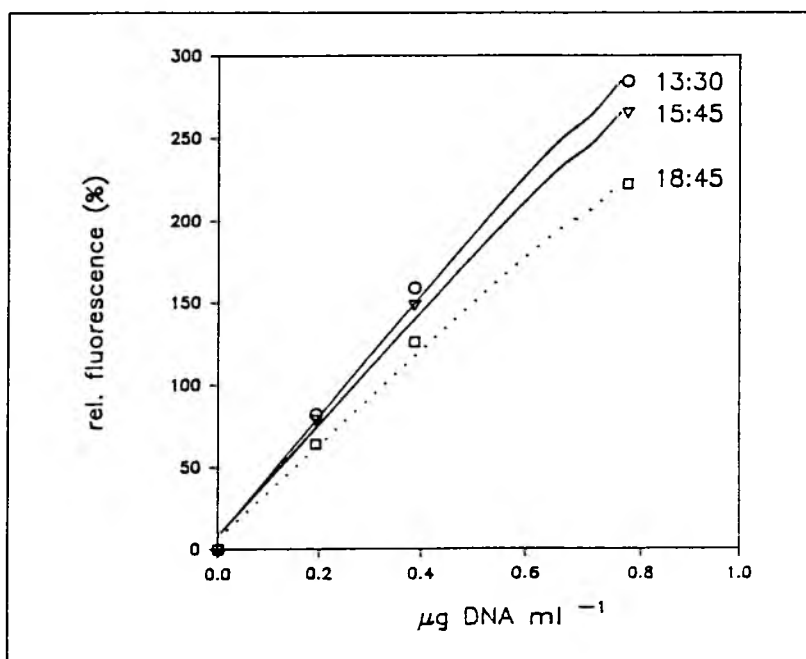


Abb. 3.4: Zeitliches Verhalten der Fluorochrom - Hoechst 33258 - Arbeitslösung ($1,5 \cdot 10^{-6} M$): Eichkurve angesetzt um 13:25, gemessen um 13:30, 15:45 und 18:45.

Aufbauend auf dem von Paul & Myers (1982) entwickelten, methodischen Konzept zur Bestimmung der pDNA - Konzentration aus marinen Proben sowie durch die in dieser Arbeit zusätzlich erarbeiteten Spezifikationen und die Anpassung der Methodik an die vorhandene Ausrüstung konnte die Sensitivität der pDNA - Messung von 100 ng DNA auf ca. 1 - 10 ng gesteigert werden. Daraus resultiert bei einem durchschnittlichen DNA - Gehalt von 10 fg DNA Bakterienzelle⁻¹ (Simon & Azam, 1989) eine Detektierbarkeit von DNA - Konzentrationen, die ca. 10⁵ Bakterienzellen entsprechen. Für die Eichgeraden, ermittelt mit DNA - Standardlösungen, ergibt sich mit einem Korrelationskoeffizienten von $\geq 0,999$ eine sehr hohe Reproduzierbarkeit der Meßergebnisse. Sowohl die Ultrazentrifugation der Proben als auch die internen Standardzugaben in die Proben erwiesen sich als probates Mittel, um die Sensitivität der Messungen zu erhöhen und die im Überstand verbleibenden lichtadsorbierenden Moleküle sowie die in den Proben vorhandenen Eigenfluoreszenzen bei der Messung zu berücksichtigen. Dennoch ist die Reproduzierbarkeit der pDNA - Messungen mit $\pm < 1\%$ bis maximal $\pm 23\%$ besonders bei der Filtration minimaler Probenvolumina (5 ml) wesentlich geringer als bei der Bestimmung der Eichgeraden.

Da die Aufarbeitung der Proben nicht sofort erfolgen konnte, mußte überprüft werden, ob sich die Lagerung der filtrierten Proben auf den pDNA - Gehalt auswirkt. Untersucht wurden tiefgefrorene (-18 °C) pDNA - Proben aus dem Nordostatlantik und der Kieler Förde hinsichtlich ihrer Lagerfähigkeit über einen Zeitraum von einem Jahr (siehe Abb. 3.5). Die Ergebnisse zeigen, daß innerhalb dieses Zeitraumes keine signifikante Veränderung der pDNA - Konzentration in den Proben erfolgte.

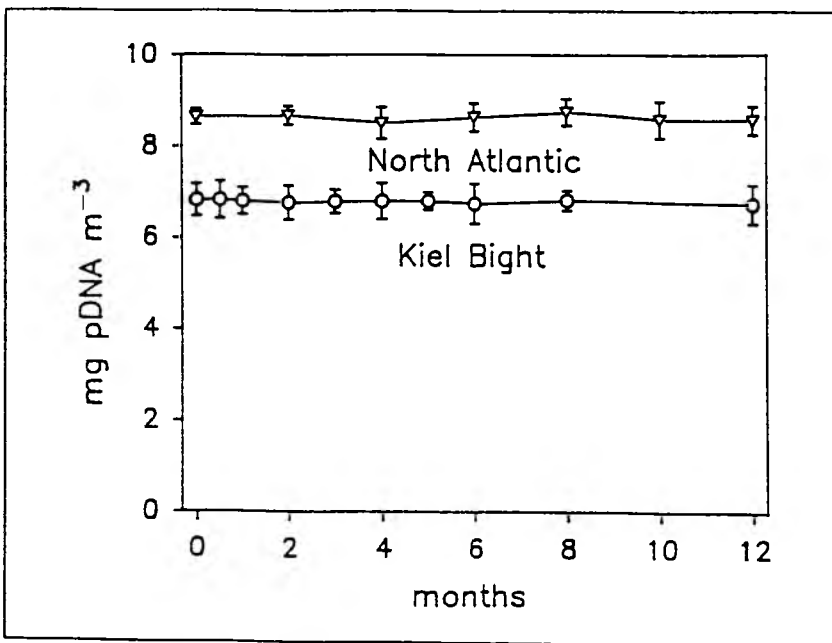


Abb. 3.5: Einfluß der Lagerzeit auf den pDNA - Gehalt tiefgefrorener Proben (-18 °C) aus dem Nordostatlantik und der Kieler Förde.

Bei der hohen Sensitivität der pDNA - Messung könnten prinzipiell auch pDNA - Syntheseraten ermittelt

werden. Mit dieser Methodik kann jedoch nur die gesamte ('community') - pDNA gemessen werden, so daß eine Trennung in pro- und eukaryontische Signale nicht ohne weiteres möglich ist. Als hilfreich zur Erfassung der mikrobiellen pDNA - Syntheseraten könnte sich der Einsatz von metabolischen Inhibitoren erweisen. In einem Vorversuch wurde der in der Literatur (z. B. Kirchman et al., 1986; Sherr et al., 1986; Rieman et al., 1987) sehr häufig genannte Inhibitor Cycloheximid (2 mg ml^{-1}) zur Hemmung bakterieller Eukaryonten verwendet, während für die Inhibition des bakteriellen Wachstums ein Antibiotikagemisch bestehend aus $250 \text{ Penicillin Units ml}^{-1}$, $0,25 \text{ mg Streptomycin ml}^{-1}$ und $0,5 \text{ mg Neomycin ml}^{-1}$ eingesetzt wurde. Untersucht wurde das Antibiotikagemisch hinsichtlich seiner Wirkung auf die Primärproduktion (gemessen von M. Reckermann) und Thymidin - Inkorporation. Der Versuch wurde während der Untersuchungen in der zentralen Ostsee ('BEBOP 90') durchgeführt.

Für keinen der eingesetzten Inhibitoren läßt sich eine ausreichende Selektivität bezüglich seiner Wirkungen auf die definierten Organismengruppen nachweisen (Abb. 3.6). Die Zugabe von Cycloheximid beeinflusste die bakterielle Sekundärproduktion ($25,9 \%$) ebenso wie die gemessenen Komponenten der Primärproduktion (von $28,4 \%$ in der Fraktion $> 2 \mu\text{m}$ bis $74,1 \%$ in der Fraktion $0,2 - 2 \mu\text{m}$). Eine Inhibition der bakteriellen Aktivität durch das Antibiotikagemisch Penicillin, Streptomycin und Neomycin auf der Basis der Thymidin - Inkorporation erfolgte lediglich zu $39,3 \%$. Gleichzeitig wurde die Phytoplanktonaktivität um $8,0$ bis $82,7 \%$ durch die eingesetzten Antibiotika inhibiert. Die stärkste Hemmung

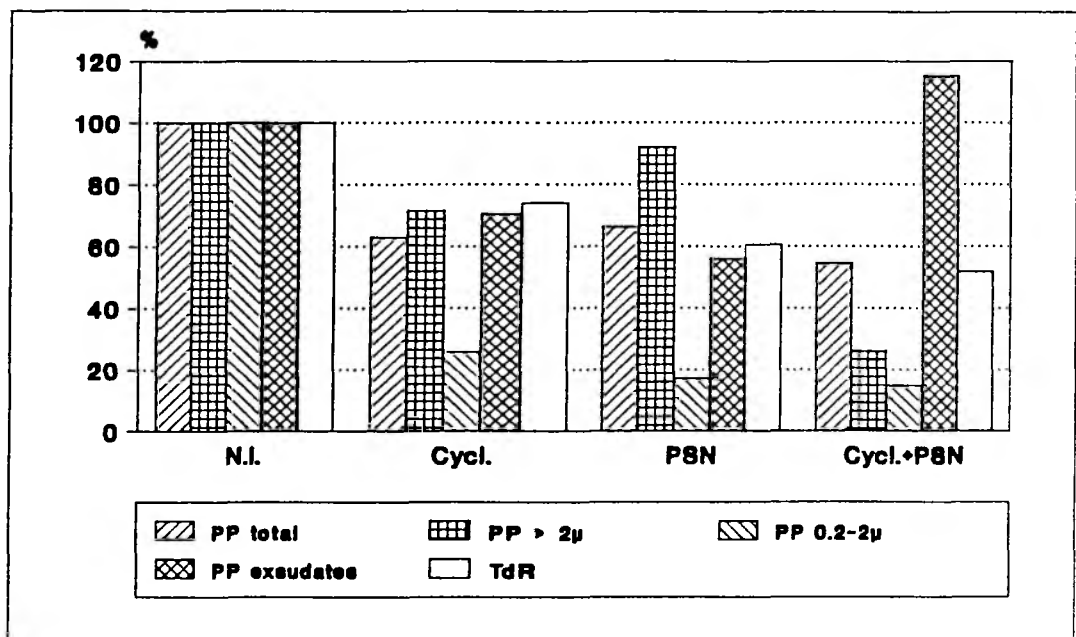


Abb. 3.6: Einfluß des Cycloheximids und des Antibiotikagemisches (Penicillin, Streptomycin, Neomycin) auf mikrobielle Sekundärproduktion und Primärproduktion. N.I. = kein Inhibitor (= 100 %); Cycl. = Cycloheximid; PSN = Antibiotikagemisch; Cycl. + PSN = Kombination aus Cycl. und PSN; PP total = Gesamte Primärproduktion; PP exsudates = Exsudation; PP > $2 \mu\text{m}$ = Primärproduktion der Fraktion $> 2 \mu\text{m}$; PP $0,2 - 2 \mu\text{m}$ = Primärproduktion der Fraktion $0,2 - 2 \mu\text{m}$; TdR = Mikrobielle Sekundärproduktion in Form von inkorporiertem Thymidin.

sowohl des Phytoplanktons als auch der Bakterien erfolgte bei der Inkubation der Proben, die mit einem Gemisch aller in diesem Versuch verwendeten Inhibitoren versetzt wurden. Nur die Konzentration der Exsudate weist mit 115 % auf eine wahrscheinlich durch die Inhibitorenzugabe gesteigerte Exsudationsrate hin. In allen Fällen zeigt in Gegenwart dieser Inhibitoren die Primärproduktion der Fraktion 0,2 - 2 μm mit 74,1 (Cycl.), 82,7 % (PSN = Antibiotikagemisch) und 85,1 % (Cycl. + PSN) die sensitivste Reaktion.

3.2. Untersuchungen in der Kieler Bucht und Kieler Förde

3.2.1. Hydrographie, Sauerstoff und Nährsalze

Die physikochemischen Strukturen der untersuchten Wassersäulen an der Station in der Kieler Bucht (Boknis Eck) und in der Kieler Förde (Bellevue) sind in den Abbildungen 3.7 und 3.8 dargestellt. Temperatur und Salzgehalt der Kieler Bucht lassen eine primäre und sekundäre Stratifizierung des Wasserkörpers erkennen. Eine thermohaline Sprungschicht beginnend in 8 m Wassertiefe über 6 m auf 4 m ansteigend trennte von Mai bis August die homogene Deckschicht permanent vom darunterliegenden Wasser. Die sekundäre Stratifizierung erfolgte durch den Einstrom von kälterem und salzreicherem Tiefenwasser aus dem Kattegat. Dieser Wasserkörper zeigt in 20 m Wassertiefe keine Temperatur- und Salzgehaltsgradienten mehr und stellt somit einen, bezogen auf die Dichte, in sich sehr homogenen Wasserkörper dar. Während des Untersuchungszeitraumes stieg die Temperatur der Oberflächenschicht von ca. 13,0 über 15,2 auf 17,8 °C an. Eine leichte Zunahme des Salzgehaltes von 13,0 auf $15,5 \cdot 10^{-3}$ ist nur im Monat August zu verzeichnen. Etwas moderater erfolgte mit 6,8 auf 10,8 °C der Temperaturanstieg in der bodennahen Wasserschicht, während sich die Salinität diskontinuierlich von 19,9 über 19,1 auf $24,4 \cdot 10^{-3}$ steigerte.

Die Wassersäule in der Kieler Förde ist weniger deutlich differenziert. Eine signifikante thermohaline Schichtung läßt sich nur für die Ausfahrt im Mai in 9 m Tiefe feststellen. Während der Monate Juni und August waren Temperatur- und Salzgehaltsgradienten so schwach ausgebildet, daß sich die hydrographische Struktur der Wassersäule besser anhand des Profils der Sauerstoffsättigung darstellen läßt. In beiden Monaten weist die Abnahme der Sauerstoffsättigung auf eine in 5 m situierte, untere Grenze der homogenen Deckschicht hin. Vom späten Frühjahr bis zum Hochsommer gleichen die Temperaturen annähernd denen der Station in der Kieler Bucht, während sie vertikal lediglich einen maximalen Gradienten von 4 °C aufweisen. Die Salinität erreichte im Oberflächenbereich Werte von 13,2 bis $15,6 \cdot 10^{-3}$, vertikal wurde ein maximaler Anstieg des Salzgehaltes bis $3,0 \cdot 10^{-3}$ gemessen.

An der Station in der Kieler Bucht ist aufgrund der stabileren Schichtung der Wassersäule der deutlichste Rückgang der Sauerstoffsättigung im Tiefenwasser zu verzeichnen. Während der Oberflächenbereich einen Sättigungsgrad von über 100 % aufweist, reduziert sich die Sauerstoffspannung im Tiefenwasser vom Frühjahr bis zum Sommer von 44 % auf 6 - 2 % Sättigung. Generell läßt sich also die vorgefundene hydrographische Schichtung des Wasserkörpers auch im Profil der Sauerstoffsättigung erkennen.

Die Sauerstoffsättigung des Oberflächenwassers zeigt in der Kieler Förde vertikal nur einen mäßig ausgeprägten Gradienten. Für den Oberflächenbereich liegen die Sättigungswerte zwischen 106 und 119 %. Ab 9 m (Mai) bzw. 5 m (Juni, August) erfolgt ein Absinken der Werte von Mai bis August ausgehend 87 über 72 auf 54 %.

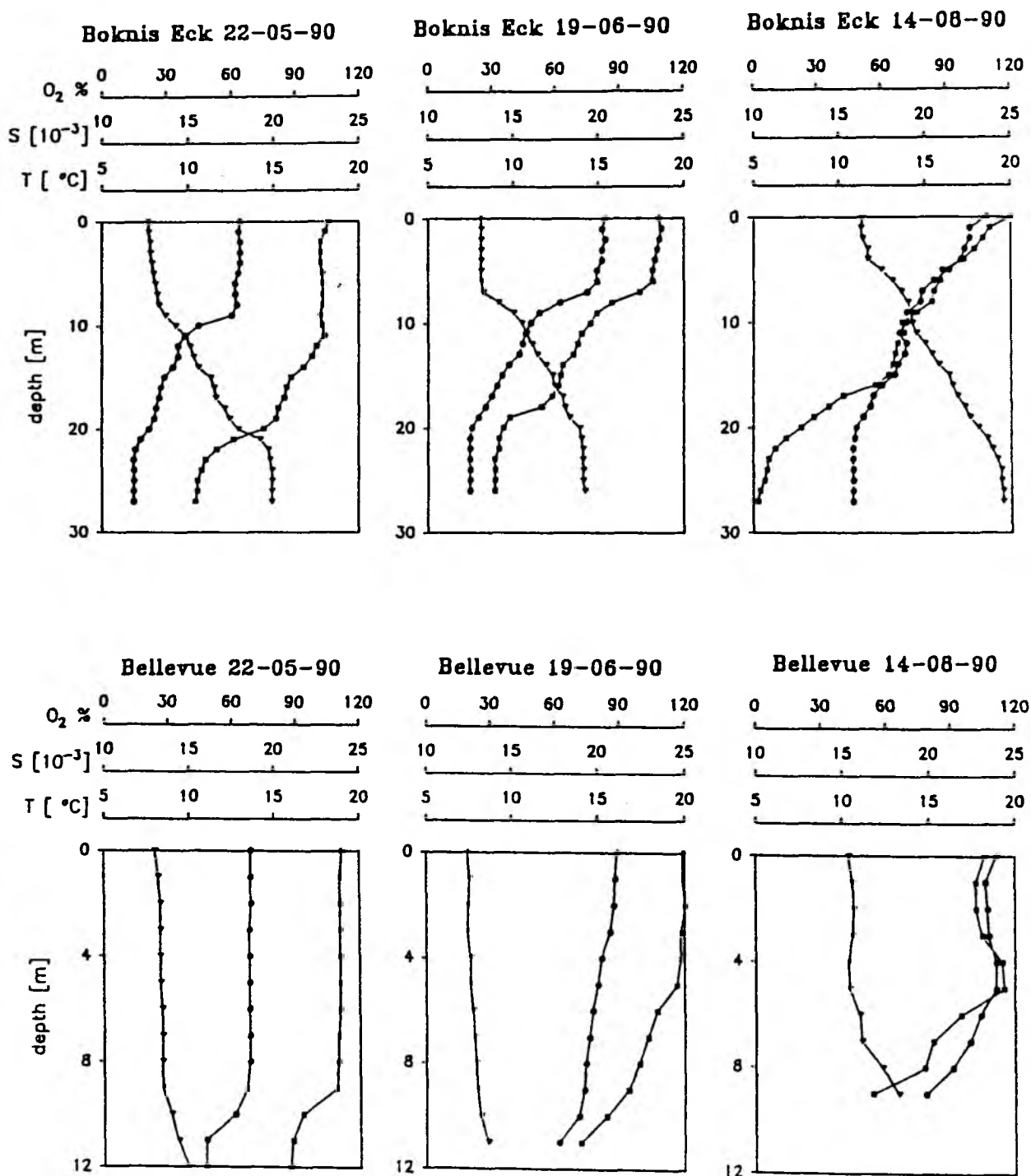


Abb. 3.7: Vertikalverteilung von Temperatur (●), Salzgehalt (▼) und Sauerstoffsättigung (■) an der Station in der Kieler Bucht (Boknis Eck) und Kieler Förde (Bellevue).

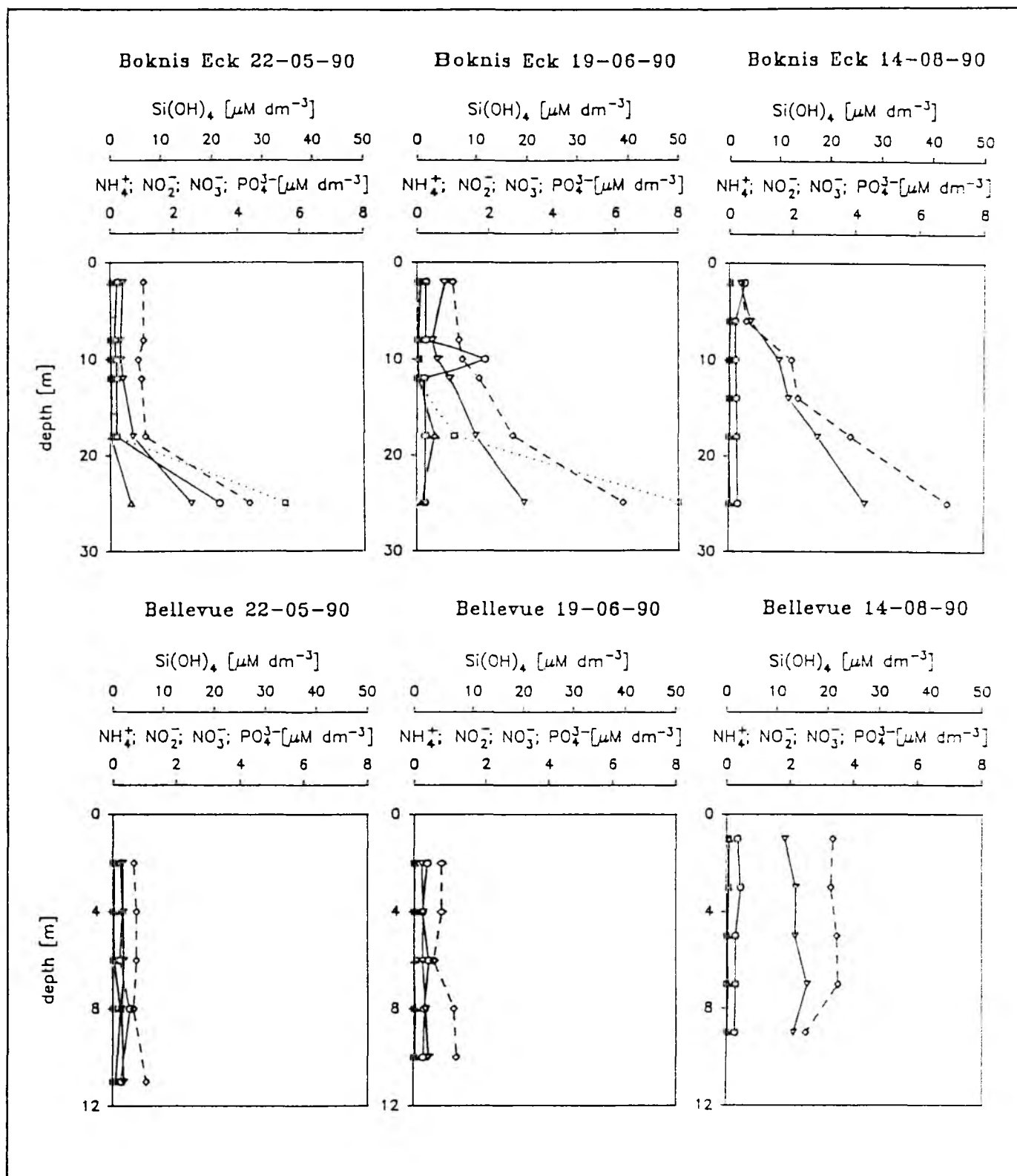


Abb. 3.8: Vertikalverteilung der anorganischen Nährsalze Ammonium (\circ —), Nitrat (\square ), Nitrit (\triangle —), gelöstes Orthophosphat (∇ —), Silikat (\diamond - - -) an der Station in der Kieler Bucht (Boknis Eck) und Kieler Förde (Bellevue).

Die vertikale Verteilung der chemischen Konstituenten in der Wassersäule zeigt bis auf die Station in der Kieler Förde im August ein relativ einheitliches Verteilungsmuster. Mit Ausnahme von Ammonium in der Kieler Bucht wurden an beiden Stationen die geringsten Konzentrationen in der euphotischen Zone (ca. 18 m) gemessen. Die Werte für Ammonium liegen im Bereich von $0,2 - 1,9 \mu\text{M NH}_4 \text{ dm}^{-3}$, für Nitrit und Nitrat wurden Konzentrationen von $< 0,5 \mu\text{M NO}_3 / \text{NO}_2 \text{ dm}^{-3}$ ermittelt. Der Gehalt an gelöstem Orthophosphat bewegt sich zwischen $0,3 - 1,9 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$, für Silikat schwankt er zwischen $2,4 - 13,7 \mu\text{M Si(OH)}_4 \text{ dm}^{-3}$. Mit einer Ausnahme im August für die Kieler Innenförde steigen die Nährstoffkonzentrationen unterhalb der euphotischen Zone bis in Sedimentnähe auf das 1,5 bis 10fache an. Für Orthophosphat und Silikat wurden an dieser Station mit ca. $2,0 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ respektive $20,0 \mu\text{M Si(OH)}_4 \text{ dm}^{-3}$ die höchsten Konzentrationen im Oberflächenbereich gemessen.

Während Ammonium, Orthophosphat und Silikat stets nachgewiesen werden konnten, befanden sich Nitrit und vor allem Nitrat entweder nahe an der Nachweisgrenze oder darunter. Folglich kann die Versorgung des Phytoplanktons und der Bakterien mit diesen Nährsalzen nur über hohe Remineralisierungsraten erreicht werden.

3.2.2. Planktologische und mikrobiologische Bestandsvariablen

Die Maxima der POC - und PON - Verteilung (Abb. 3.9) befinden sich entweder im unteren Bereich der homogenen Deckschicht oder liegen etwas unterhalb dieses Wasserkörpers. Eine Ausnahme bildet auch hier die Station Bellevue im August, die in 1 m Wassertiefe die höchsten POC - und PON - Konzentrationen aufweist. An der Station in der Kieler Bucht lassen sich für POC und PON mit zunehmender Tiefe deutliche Gradienten feststellen, während in der Kieler Förde bis zum Sediment eher eine homogenere Verteilung vorlag. Die mittlere Konzentration für POC in der Kieler Bucht beträgt im Mai $372,0 \text{ mg C m}^{-3}$ und steigt über $379,3$ (Juni) auf $558,9 \text{ mg C m}^{-3}$ im August an, wohingegen für PON im gleichen Untersuchungszeitraum ein geringerer Anstieg der Konzentration von $54,5$ auf $56,8 \text{ mg N m}^{-3}$ zu verzeichnen ist. Der mittlere POC - Gehalt in der Kieler Innenförde bewegt sich zwischen $737,0 - 781,0 \text{ mg C m}^{-3}$ mit korrespondierenden PON - Werten von $121,0 - 109,0 \text{ mg N m}^{-3}$.

Das atomare C/N - Verhältnis in der Vertikalen schwankt zwischen 5,02 und 13,55. Ein genereller Trend zur Zunahme des Verhältnisses mit der Tiefe ist an der Station in der Kieler Bucht nur im Mai und Juni sowie an der Station in der Kieler Förde nur im August zu erkennen. Innerhalb der Deckschicht finden sich die niedrigsten C/N - Verhältnisse an den Stationen Boknis Eck und Bellevue im Mai bzw. August (7,11 respektive 7,03). Geringere Minima können für die Station Boknis Eck im Juni (7,2; 12 m) und August (7,7; 14 m) und für die Station Bellevue in Sedimentnähe im Mai und Juni (5,0 bzw. 5,6) festgestellt werden. Die mittleren C/N - Verhältnisse liegen mit $9,2 \pm 2,1$ in der Kieler Bucht höher als die in der Kieler Förde ($7,87 \pm 1,4$). Mit 10,4 - 13,5 wurden bis auf eine Ausnahme in 14 m Wassertiefe (7,7) die höchsten C/N - Werte im August in der Kieler Bucht gemessen.

Die Vertikalverteilung des Chlorophyll a (Abb. 3.9) an der Station Boknis Eck zeigt im Mai und Juni in 12 m Wassertiefe ein Maximum von $5,5 \text{ mg m}^{-3}$, während sich im August das Chlorophyll a - Maximum mit einer Konzentration von $11,1 \text{ mg m}^{-3}$ in 8 m Wassertiefe befindet. Unterhalb dieser Maximalwerte sinkt die Chlorophyll a - Konzentration bis in Sedimentnähe auf $0,80 - 0,03 \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ ab. Der Chlorophyll a -Gehalt in der Kieler Förde ist sowohl vertikal als auch saisonal wesentlich homogener in der Wassersäule verteilt. Im Mai und Juni finden sich Konzentrationen um $7,0$ bzw. $8,0 \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ mit Maximalwerten von $11,2$ und $9,8 \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ in 6 resp. 8 m, während im August das Chlorophyll a - Maximum mit $10,4 \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ in 1 m Wassertiefe erreicht wird.

Die Darstellung der Ergebnisse der autotrophen Biomasse umfaßt die Resultate aus den Utermöhl- und Epifluoreszenzzählungen. Um eine Differenzierung der autotrophen Systemkomponenten vornehmen zu können, sollen zusätzlich die Vertikalverteilungen der Biomasse der autotrophen Pikoflagellaten ($\leq 3 \text{ }\mu\text{m}$) und der chroococcalen Pikocyanobakterien vorgestellt werden.

In den Tiefenprofilen ist neben einer ausgeprägten Differenzierung der Phytoplanktonbiomasse auch eine deutliche saisonale Verteilung der autotrophen Biomasse zu erkennen (Abb. 3.9). Unter diesen Aspekten betrachtet, weist die Station in der Kieler Bucht die höhere Heterogenität auf. Im Mai ist mit $56,9$ (2 m) - $116,8$ (12 m) mg C m^{-3} eine verhältnismäßig geringe Biomasse zu verzeichnen. Dagegen erreicht die Biomasse im Juni mit $410,0 \text{ mg C m}^{-3}$ in 12 m Wassertiefe ein deutlich ausgeprägtes Maximum. Im August ist eine vergleichbare Biomasse in 2 und 10 m festzustellen. Unterhalb dieser Extremwerte sinkt die Biomasse im Gegensatz zum Juni eher moderat bis 25 m auf $263,0 \text{ mg C m}^{-3}$ ab (Juni: $19,5 \text{ mg C m}^{-3}$).

Die Biomasseverteilung des Phytoplanktons in der Kieler Förde weist im Vergleich zur Kieler Bucht eine höhere Homogenität auf. Die Höchstwerte steigen ab Mai von $97,0$ bzw. $151,0 \text{ mg C m}^{-3}$ (2 bzw. 9 m) über den Juni von $238,0$ bzw. $250,5 \text{ mg C m}^{-3}$ (2 bzw. 6 m) bis zum August auf $504,1 \text{ mg C m}^{-3}$ (9 m) an. Nur für den August läßt sich in 9 m Wassertiefe ein deutlich ausgeprägtes Biomassemaximum feststellen, während sich im Mai (9 m) und Juni (6 m) die Biomassemaxima nur unwesentlich von der mittleren Konzentration unterscheiden.

Die eudominante Phytoplanktonklasse in der Kieler Bucht stellten im Mai und Juni die Dinophyceen mit den Arten *Dinophysis norvegica*, *Dinophysis spec.* und *Katodinium spec.* dar. Ihre Zellzahl und Biomasse repräsentierten ca. 70 - 80 % der Gesamtzellzahl und -biomasse. Die Biomasse der Pikocyanobakterien war mit 63 % an der Gesamtbiomasse nur im Mai in 2 m Wassertiefe von großer Bedeutung. Als weitere Phytoplanktonklassen, die zum Teil einen hohen Biomasseanteil erreichten, sind die Chrysophyceen (*Dictyocha speculum*; syn. *Distephanus speculum*) mit 56 % in 18 m (Mai) und die Cryptophyceen mit 42 % in 10 m und mit 34 % in 12 m (Juni) zu nennen. Deutlich dominierend unter den Phytoplanktonklassen zeigten sich im August die Bacillariophyceen (*Rhizosolenia fragilissima*, *R. alata*) und Dinophyceen (*Ceratium tripos*,

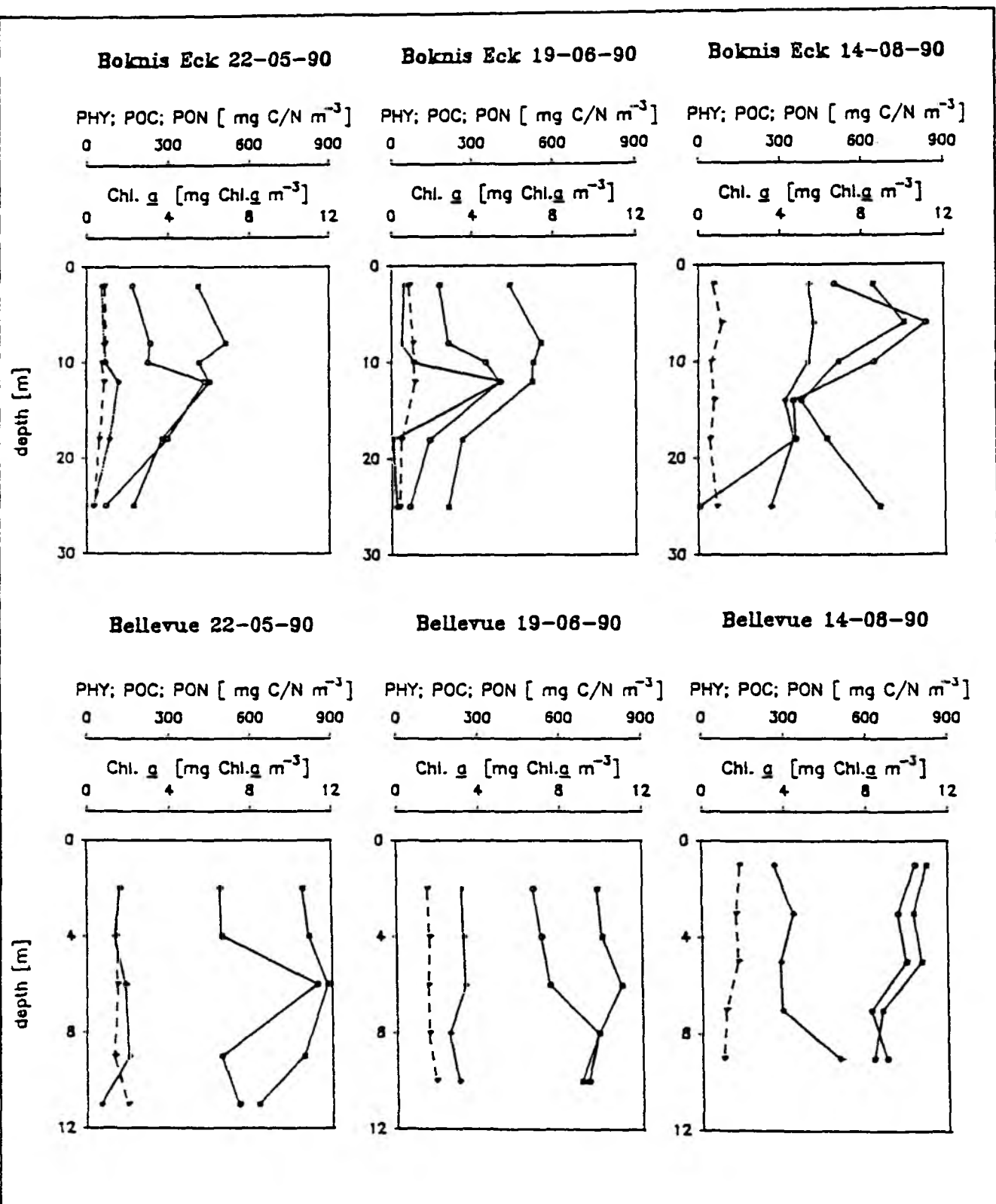


Abb. 3.9: Vertikalverteilung der Phytoplanktonbiomasse = PHY (◇ —), des partikulären organischen Kohlenstoffes = POC (□ —), des partikulären organischen Stickstoffes = PON (▽ - - -) und des Chlorophyll *a* = Chl. *a* (○ —) an der Station in der Kieler Bucht (Boknis Eck) und Kieler Förde (Bellevue).

C. fusus, *Prorocentrum micans*), die bis 14 m im Mittel 60 bzw. 40 % der Gesamtbiomasse ausmachten. Ab 14 m bis zum Sediment stieg der Anteil der Dinophyceenbiomasse auf 90 % an. Die Zellzahlen des Phytoplanktons erreichten im Mai und August $0,03$ bzw. $1,20 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} , während im Juni maximal $5,5 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} ermittelt wurden.

In der Kieler Innenförde erlangten die Bacillariophyceen und Dinophyceen eine noch größere Populationsdominanz als in der Kieler Bucht. Dementsprechend traten die anderen Phytoplanktonklassen bis auf die Cyanobakterien im August, die 1 - 3 % des Gesamtbiomasseanteils erreichten, noch weiter in den Hintergrund. Im Mai bildeten die Bacillariophyceen (*Skeletonema costatum*) mit bis zu 98 % Biomasseanteil die eudominante autotrophe Biomassekomponente. Von Juni bis August (*Guinardia flaccida*, *Rhizosolenia fragilissima* und *R. alata*) sank ihr Anteil an der Gesamtbiomasse von im Mittel 70 % bis auf 20 % ab. Korrespondierend zur Abnahme der Bacillariophyceenbiomasse stieg der Anteil der Dinophyceen von durchschnittlich 20 % im Mai (*Heterocapsa triquetra*, *Gyrodinium spec.*) über 30 % (Juni) auf zirka 80 % im August (*Prorocentrum micans*, *Ceratium tripos*, *C. fusus*) an. Für alle anderen Phytoplanktonklassen (Chrysophyceen, Euglenophyceen, Chlorophyceen, Cryptophyceen, Cyanobakterien, Pikocyanobakterien) wurde bis auf die Cyanobakterien (s. o.) ein Biomasseanteil von 0 bis maximal 1 % vorgefunden. Die Abundanzmaxima der Phytoplanktonzellen wurden für Mai und Juni mit 23,1 bzw. $19,1 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} ermittelt. Im August erreichten die Zellzahlen lediglich 0,3 bis $0,7 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} .

Die epifluoreszenzmikroskopisch ermittelte Abundanz und Biomasse der autotrophen Pikoflagellaten bis zu einer Größe von 3 μm (Abb. 3.10) erreicht ihre höchsten Werte in der Kieler Innenförde im Mai ($2,9$ mg C m^{-3}) und in der Kieler Bucht im Mai und Juni ($11,0$ bzw. $16,5$ mg C m^{-3}). Für die verbleibenden Monate konnte an beiden Stationen nur eine niedrigere Abundanz und Biomasse ($0,0$ - $1,3$ mg C m^{-3}) ermittelt werden. Während sich in der Kieler Bucht die Maxima in der Vertikalverteilung dicht unterhalb der homogenen Deckschicht befinden, liegen die Maxima in der Kieler Förde innerhalb der homogenen Deckschicht. Insgesamt wurden für die Kieler Innenförde $0,2$ bis $2,9 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} und für die Kieler Bucht $0,0$ bis $16,5 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} ermittelt.

Die Maxima der Pikocyanobakterienbiomasse befinden sich mit einer Ausnahme im Juni für die Station Boknis Eck innerhalb der homogenen Deckschicht (Abb. 3.10). Während sich für die Kieler Bucht in den Monaten Juni und August ausgeprägte Gradienten (von $5,17$ - $0,19$ bzw. von $5,29$ - $0,13$ mg C m^{-3}) erkennen lassen, weist die Pikocyanobakterienbiomasse in ihrer Vertikalverteilung an der Station Bellevue mit minimal $0,04$ bis maximal $0,86$ mg C m^{-3} eine geringere Biomasse sowie ein homogeneres Vertikalmuster auf. Die Pikocyanobakterien erreichen ihre Maxima in der Kieler Bucht bei $27,1$ (Mai), $90,9$ (Juni) und $115,1 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} (August). Maximal $15,8$, $25,5$ und $27,1 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} wurden von Mai bis August in der Kieler Innenförde ermittelt.

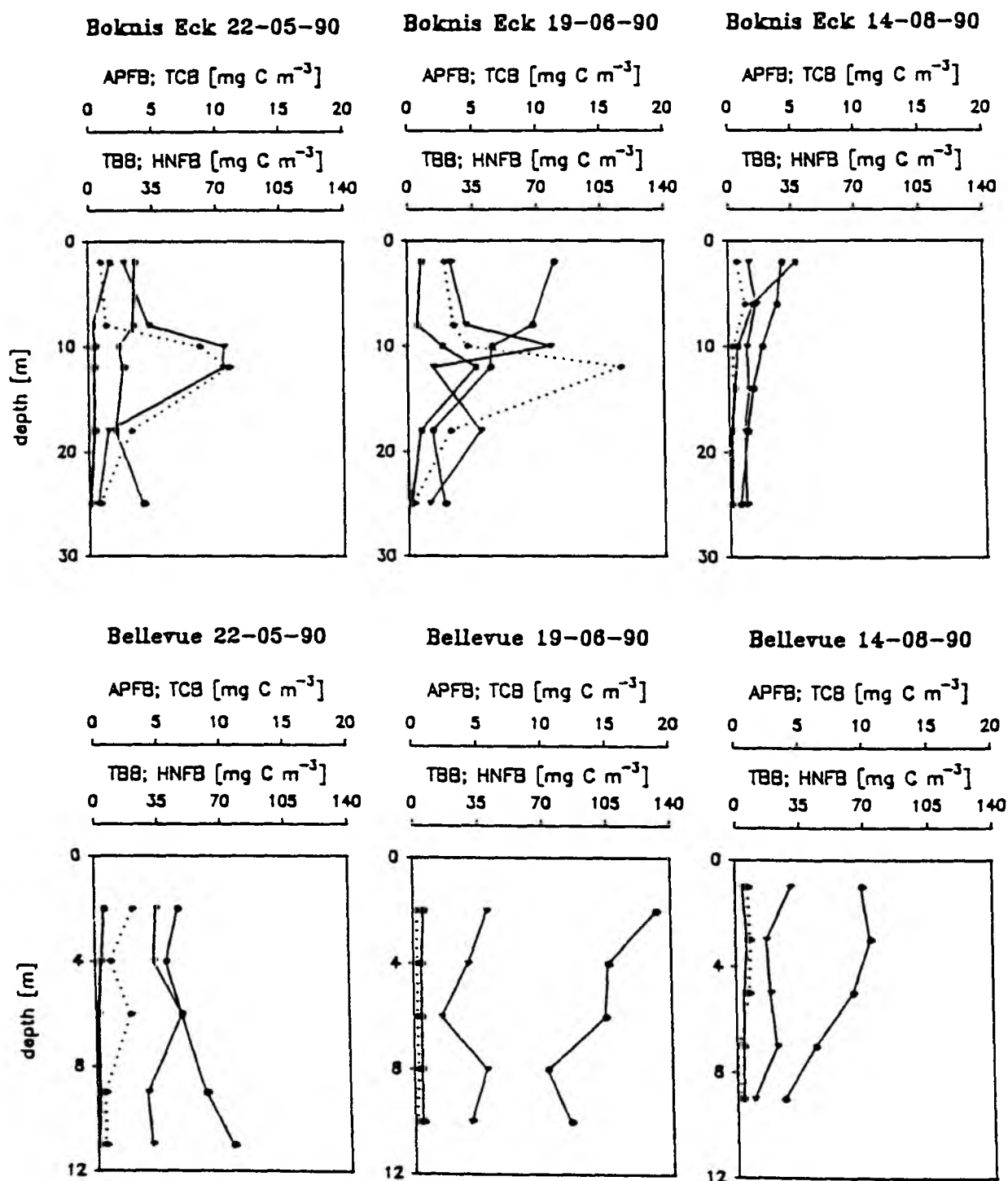


Abb. 3.10: Vertikalverteilung der autotrophen Pikoflagellatenbiomasse $\leq 3 \mu\text{m}$ - APFB (\blacklozenge ), Gesamtpikocyanobakterienbiomasse - TCB (\blacksquare —), Gesamtbakterienbiomasse - TBB (\bullet —) und heterotrophen Nanoflagellatenbiomasse - HNFB (\blacktriangledown —) an der Station in der Kieler Bucht (Boknis Eck) und Kieler Förde (Bellevue).

Die Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten (Abb. 3.10) läßt an beiden Stationen für Mai und Juni eine größere Biomasse erkennen als für August. Die höchsten Biomassewerte finden sich für die Kieler Bucht im Mai mit $74,3 \text{ (10 m)}$ und im Juni mit $77,2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ (10 m)}$, während die Minimalwerte im gleichen Zeitraum $4,6$ bzw. $11,0 \text{ mg C m}^{-3}$ betragen. Im August erreicht die Biomasse der heterotrophen Flagellaten nur noch Werte von $8,3 - 11,2 \text{ mg C m}^{-3}$. In der Vertikalverteilung der heterotrophen Nanoflagellatenbiomasse an der Station Bellevue sind im Mai und Juni nicht so deutlich ausgeprägte Maxima festzustellen. Die Extremwerte der Verteilung liegen für diese Monate zwischen $29,9$ und $47,4 \text{ mg C m}^{-3}$. Im August werden nur noch Werte von $9,1 - 21,9 \text{ mg C m}^{-3}$ erreicht. Insgesamt wurden $2,9$ bis $42,6 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ in der Kieler Bucht ermittelt, während sich in der Kieler Förde die Maxima im Bereich von $3,5$ bis $16,6 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ bewegen.

Die höchste Bakterienbiomasse (Abb. 3.10) wurde, abgesehen von den Werten der Kieler Förde (11 m) und Kieler Bucht (25 m) im Mai, stets in der oberen Zone ($1 - 3 \text{ m}$) der homogenen Deckschicht bestimmt. In der Kieler Bucht existiert im Mai zusätzlich zum Maximum der Bakterienbiomasse in 25 m ($29,4 \text{ mg C m}^{-3}$), das wahrscheinlich aus Resuspensionsvorgängen an der Sedimentoberfläche abzuleiten ist, mit $25,5 \text{ mg C m}^{-3}$ ein weiteres Maximum in 2 m Wassertiefe. Ein signifikantes Absinken der Biomassewerte innerhalb der homogenen Deckschicht ist lediglich für die Kieler Bucht im August zu beobachten. An beiden Stationen wurde jeweils im Juni die höchste integrierte Bakterienbiomasse ermittelt, wobei der Biomasse von 1039 mg C m^{-2} ($10 - 11 \text{ m}$) der Kieler Innenförde ungeachtet ihrer geringen Tiefe eine bakterielle Biomasse von 1083 mg C m^{-2} (25 m) aus der Kieler Bucht gegenübersteht. Die vorgefundenen Werte bewegen sich in der Kieler Bucht im Bereich von $5,7$ bis $79,1 \text{ mg C m}^{-3}$, während in der Kieler Förde mit Werten von $25,5$ bis $131,0 \text{ mg C m}^{-3}$ eine deutlich homogenere Vertikalverteilung der Bakterienbiomasse zu verzeichnen ist, wobei, wie oben bereits erwähnt, die Maximalwerte der Bakterienbiomasse im Juni erreicht werden. Die niedrigste mikrobielle Biomasse wurde jeweils im August nahe der Sedimentoberfläche festgestellt.

Die ermittelten Bakterienzahlen (Abb. 3.11) folgen den für die mikrobielle Biomasse bereits skizzierten Vertikalverteilungen. In der Kieler Förde läßt sich besonders im Juni und August mit $1,3$ bis maximal $4,5 \cdot 10^{12} \text{ Zellen m}^{-3}$ eine deutlich höhere Gesamtbakterienzahl als für die Kieler Bucht feststellen, aus der für diesen Zeitraum nur $0,3$ bis $2,3 \cdot 10^{12} \text{ Bakterienzellen m}^{-3}$ ermittelt wurden. Zellzahlen von $0,8 - 1,3 \cdot 10^{12} \text{ Zellen m}^{-3}$ (Kieler Bucht) bzw. $1,8 - 2,8 \cdot 10^{12} \text{ Bakterienzellen m}^{-3}$ (Kieler Förde) wurden im Mai vorgefunden.

3.2.3. Produktivität des Bakterioplanktons

Für die bakterielle Netto - Sekundärproduktion läßt sich wie für die Bestandsvariablen eine saisonale Abhängigkeit bezüglich der Höhe der Rate und der Vertikalverteilung erkennen (Abb. 3.11). Produktionsmaxima mit zum Teil deutlicher Ausprägung innerhalb der homogenen Deckschicht finden sich im Juni sowohl in der Kieler Bucht ($51,8 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) als auch in der Kieler Förde ($126,8 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$),

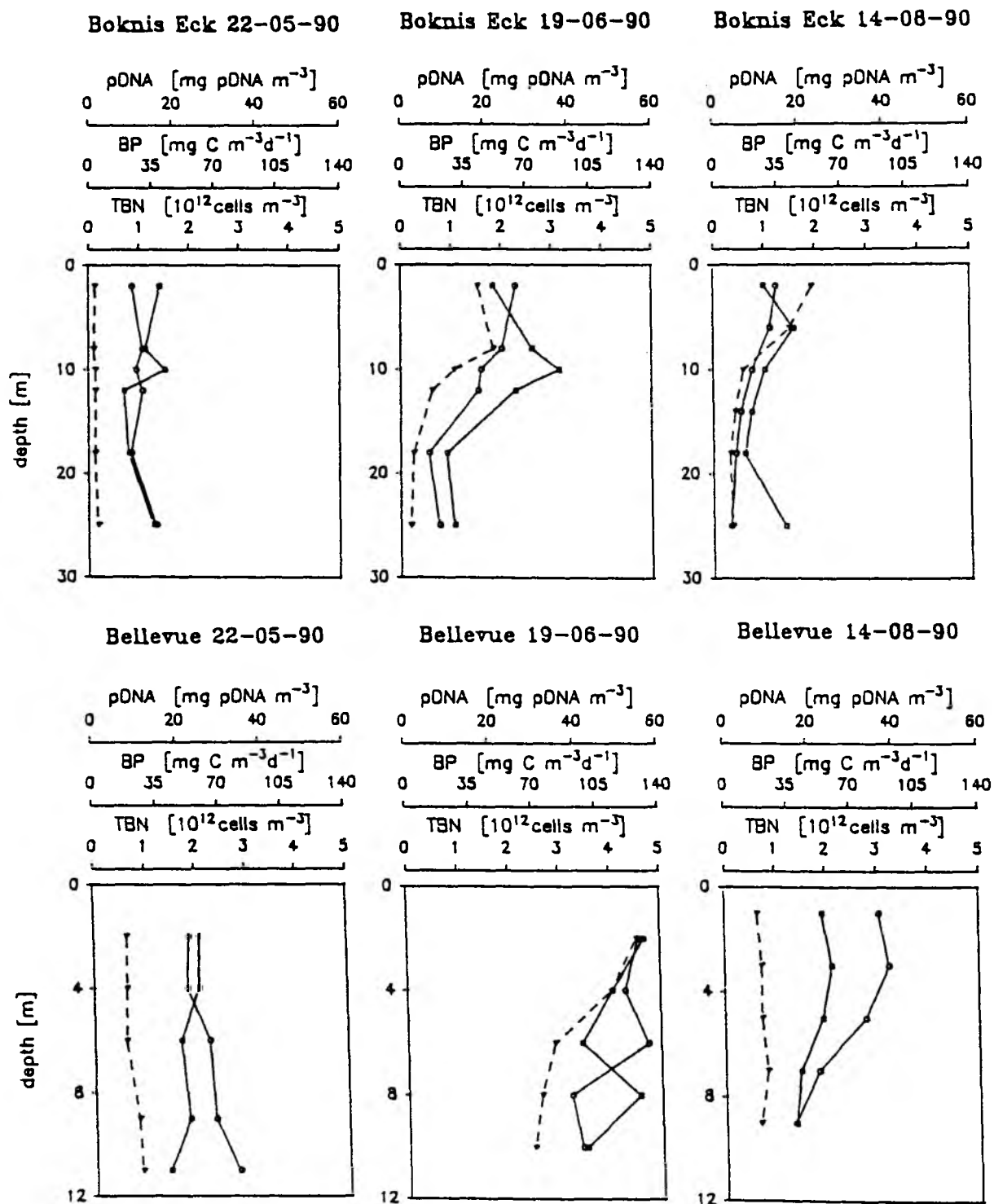


Abb. 3.11: Vertikalverteilung der pDNA (□ —), bakteriellen Netto - Sekundäproduktion - BP (▽ ---) und Gesamtbakterienzahl - TBN (○ —) an der Station in der Kieler Bucht (Boknis Eck) und Kieler Förde (Bellevue).

außerdem im August an der Station Boknis Eck der Kieler Bucht ($54,4 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$). Dagegen sind die Werte der mikrobiellen Produktionsraten der Kieler Förde im Mai und August mehr oder weniger homogen in der Wassersäule verteilt. Die Maxima mit 4,8 (Boknis Eck) und $24,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (Bellevue) sind während dieser Monate in der Nähe der Sedimentoberfläche festzustellen.

In der Kieler Förde liegt die Bakterienproduktion im Mai, relativiert auf 1 m^3 , im Vergleich zur Kieler Bucht um den Faktor 5 höher, während im Juni ein Absinken dieses Faktors auf 2,8 zu verzeichnen ist. Dem entgegen übersteigt die bakterielle Produktivität der Station Boknis Eck im August die der Station Bellevue um den Faktor 2,6. Die Verdopplungszeit der bakteriellen Biomasse sinkt von Mai bis August innerhalb der homogenen Deckschicht in der Kieler Bucht von 7,7 auf 0,6 Tage, während sich in der Kieler Förde die Biomasseverdopplungszeit zwischen 2,6 und 3,5 Tagen bewegt (Tab. 3.2). Ähnliche Verhältnisse der Biomasse zur Produktion konnten für die Wassersäule unterhalb der Deckschicht ermittelt werden.

Tab. 3.2: Verdopplungszeit der bakteriellen Biomasse (Tage) in der homogenen Deckschicht, von der Deckschicht bis zur unteren Grenze der euphotischen Zone und im sedimentnahen Wasserbereich. D = untere Deckschichtgrenze, UE = untere Grenze der euphotischen Zone, B = Bodenwasserzone.

	Kieler Bucht			Kieler Förde		
	Mai	Juni	August	Mai	Juni	August
0 m - D	7,7	1,7	0,5	2,6	1,0	3,5
D - UE	5,2	1,7	0,8	-	-	-
B	5,7	2,7	0,8	2,8	1,1	2,0

3.2.4. pDNA - Messungen

Die ermittelten Vertikalverteilungen der pDNA - Konzentration (Abb. 3.11) zeigen, bezogen auf die Tiefe ihrer Maximalwerte und die Gesamtkonzentration, für beide Stationen differierende Muster. An der Station Boknis Eck liegen die pDNA - Maxima stets unterhalb der homogenen Deckschicht (Mai und Juni: 10 m; August: 8 m), während die Höchstwerte für die Station Bellevue in der obersten Zone der Deckschicht (Mai und Juni: 2 m; August: 3 m) zu finden sind. Die hierzu korrespondierenden Konzentrationen betragen für die Kieler Bucht 16,9 (Mai), 37,9 (Juni) sowie $19,0 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ (August) und für die Kieler Förde 24,9 (Mai), 56,0 (Juni) bzw. $25,6 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ (August). In der Kieler Bucht liegt mit einem Faktorbereich von 2,2 bis 3,5 zwischen Minimal- und Maximalwert eine heterogenere Verteilung als an der Station in der Kieler Förde vor, die lediglich einen Faktorbereich von 1,4 bis 1,5 aufweist.

Um die prozentuale pDNA - Verteilung in verschiedenen Größenklassen beurteilen zu können, wurden am 01.03.90 Proben aus der Kieler Bucht entnommen und auf ihren pDNA - Gehalt untersucht (Abb. 3.12). Für die Größenklasse $\geq 0,2 - < 0,6 \text{ }\mu\text{m}$, die - wie die mikroskopischen Analysen ergaben - fast ausschließlich kleinere und mittelgroße Bakterienzellen beinhaltet, lassen sich für 2 m und 25 m Wassertiefe die höchsten prozentualen Häufigkeiten (65,1 bzw. 74,0 %) feststellen. In 15 m verteilen sich die Maximalwerte auf Zellen, die sich in den Fraktionen $\geq 0,2 - < 0,6$ und $\geq 0,6 - < 1 \text{ }\mu\text{m}$ (37 bzw. 34 %) befinden, während der letzten

Größenklasse in 2 m (15,1 %) als auch in 25 m mit 6,1 % ein deutlich geringerer Konzentrationsanteil zukommt. Die Größenklassen $\geq 1 - < 2$, $\geq 2 - < 3$ und $\geq 3 - < 10 \mu\text{m}$ erreichen mit 1,4 bis 5,1 % nur einen unbedeutenden pDNA - Gehalt, bezogen auf die Gesamt - pDNA - Konzentration, wohingegen die Fraktion $\geq 10 \mu\text{m}$ wieder erhöhte Werte von 13,6 (2 m), 21,0 (15 m) und 11,2 % (25 m) aufweist.

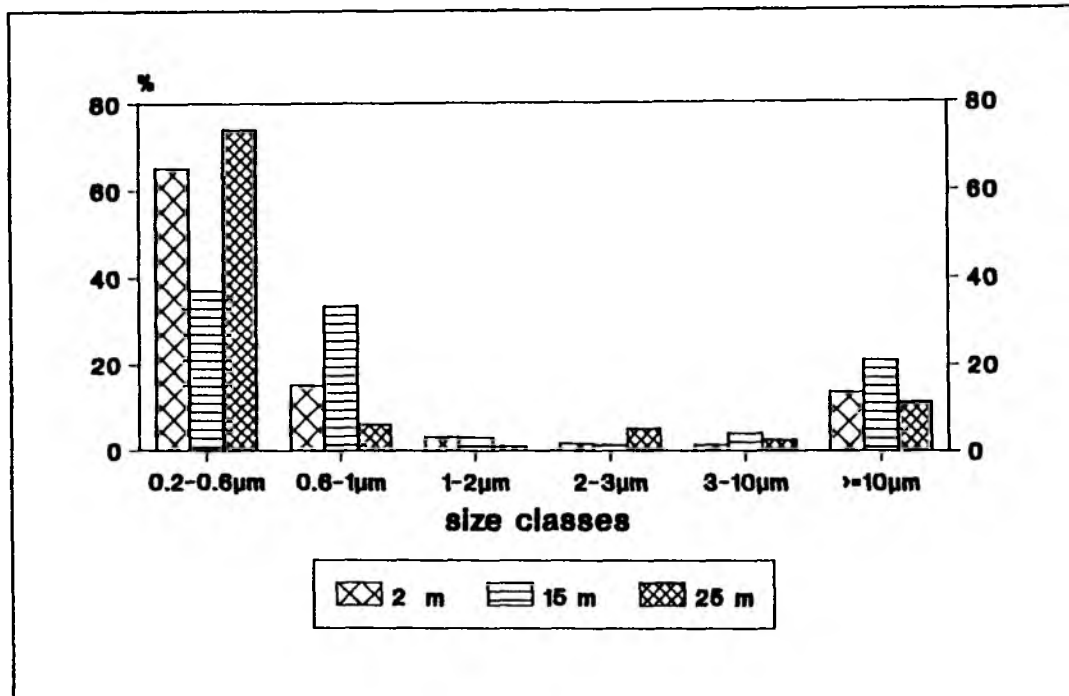


Abb. 3.12: Prozentuale Verteilung der pDNA - Konzentration auf unterschiedliche Größenklassen in der Kieler Bucht am 01.03.90 (Kieler Förde: keine Untersuchung).

Die Beziehung der pDNA - Konzentration zur Gesamtbakterienzahl veranschaulicht Abbildung 3.13. Mit einem Korrelationskoeffizienten von $r = 0,821$ besteht eine relativ große Abhängigkeit des pDNA - Gehaltes von der Bakterienzellzahl. Die Regressionsgerade schneidet die Ordinate bei $6,19 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ und weist somit auf einen hohen pDNA - Anteil, der nicht mit der Bakterienzellzahl korreliert, hin. Aufgrund der Grenzen des entsprechenden 95 %igen Vertrauensintervalls ergibt sich eine minimale und maximale pDNA - Konzentration von 1,1 bzw. $10,9 \text{ mg pDNA m}^{-3}$, die zur Bakterienzellzahl in keiner Abhängigkeit steht.

Eine Addition sämtlicher erfaßter Zellen (Bakterien, heterotrophe Nanoflagellaten, autotrophe Pikoflagellaten, Pikocyanobakterien, Nano- und Mikrophytoplankton, Ciliaten und Tintinnen) korreliert mit der pDNA - Konzentration mit einem Koeffizient von $r = 0,824$. Die Beziehungen der pDNA - Konzentration zu weiteren biologischen Variablen werden im Kapitel 3.5. dargelegt.

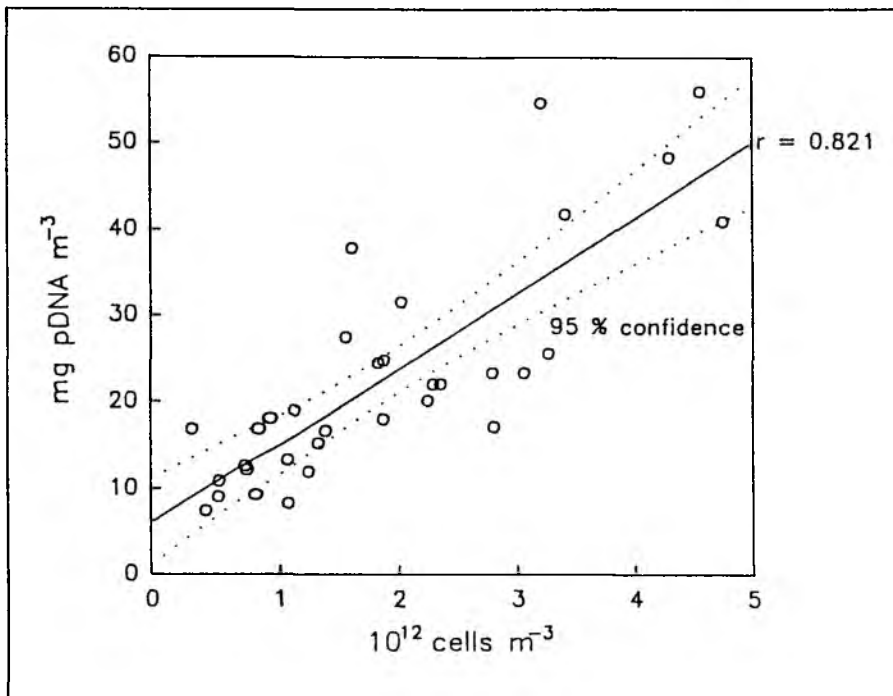


Abb. 3.13: Beziehung der pDNA - Konzentration zur Gesamtbakterienzahl sowie das 95 %ige Vertrauensintervall in der Kieler Bucht und Kieler Förde von Mai bis August 1990 .

3.2.5. Biologische Struktur des Pelagials

Um die Biomasse der untersuchten biologischen Strukturkomponenten der Stationen Boknis Eck und Bellevue gegenüberstellen und bezüglich ihrer saisonalen Verteilung auflösen zu können, wurden die einzelnen Variablen über die Tiefe integriert und relativ auf 1 m^3 berechnet (Abb. 3.14 und 3.15). Die Ergebnisse der Integration über die gesamte Wassersäule stimmen tendenziell mit den Integrationswerten der einzelnen physikochemisch definierten Wasserschichten der jeweiligen Stationen gut überein, so daß auf die Darstellung der Werte für die einzelnen Wasserschichten verzichtet werden kann. Da eine Bestimmung der Biomasse des Mikro- und Mesozooplanktons nicht durchgeführt wurde, werden diese Variablen gemeinsam mit dem nicht direkt analysierbaren Anteil des Detrituskohlenstoffes zur Fraktion 'Detritus / Zooplankton' zusammengefaßt, deren Biomasse sich aus der Differenzbildung zu den ermittelten Biomassevariablen errechnet. Eine kritische Diskussion der erforderlichen Zusammenführung des Detritus- und Zooplanktonkohlenstoffgehaltes sowie die Beurteilung der Konfidenz der in dieser Studie aufgestellten pelagischen Strukturen erfolgt im Kapitel 4.1.5..

An der Station in der Kieler Bucht wurden im Vergleich zur Kieler Förde mit 370 (Mai), 398 (Juni) und 562 mg C m^{-3} (August) die geringsten integrierten und auf 1 m^3 bezogenen POC - Konzentrationen gemessen. Mit 802 (Mai) und 750 mg C m^{-3} (Juni und August) wurde an der Station Bellevue in der Kieler Innenförde ein um den Faktor 2,0 bzw. 1,3 höherer POC - Gehalt bestimmt.

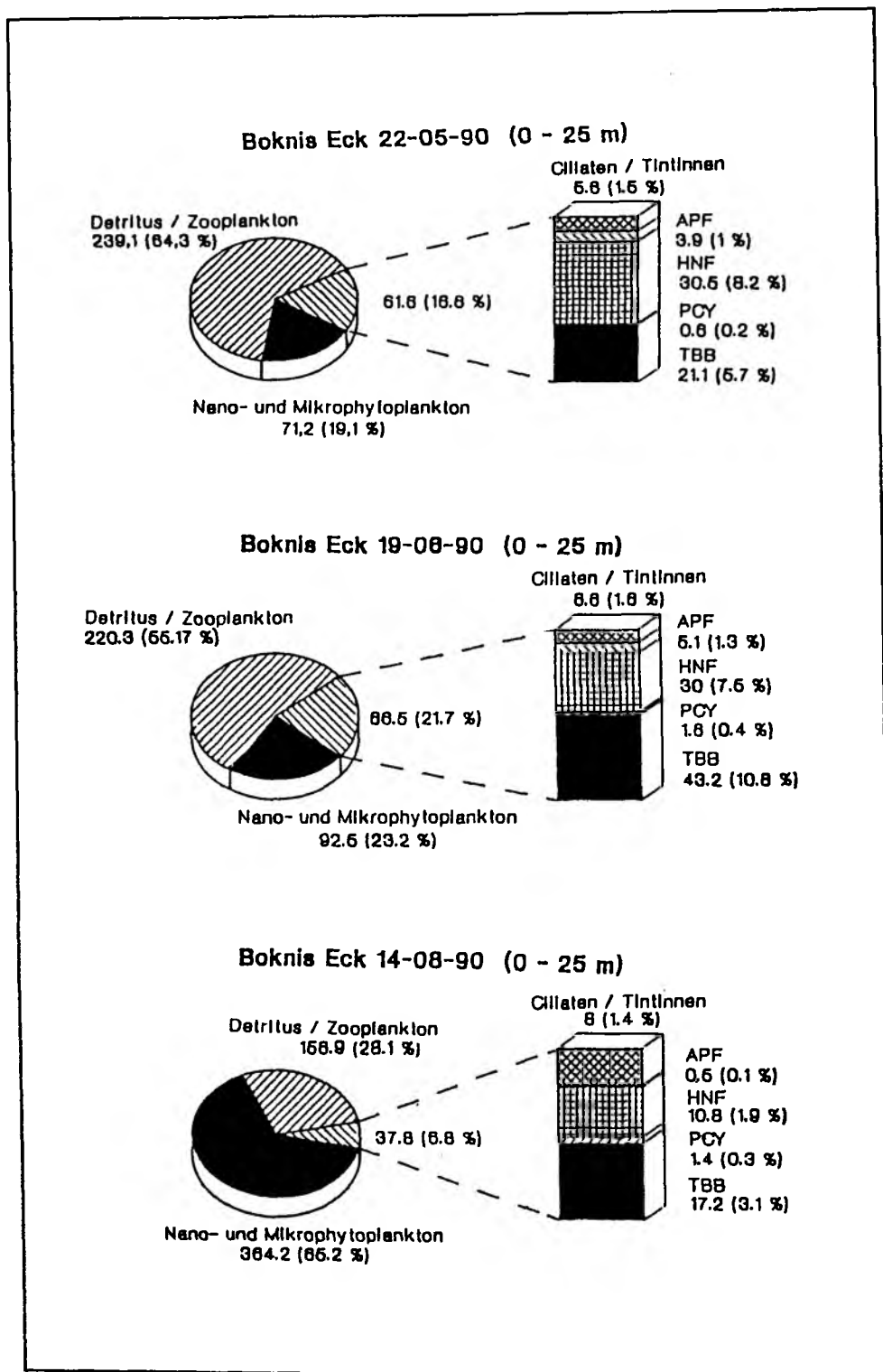


Abb. 3.14: Verteilung der Biomasse (mg C m^{-3}) von Bakterien (TBB), Pikocyanobakterien (PCY), heterotrophen Nanoflagellaten (HNF), autotrophen Pikoflagellaten (APF), Ciliaten, Tintinnen, Nano- und Mikrophytoplankton, Mikrozooplankton und des biogenen Detritus, integriert über die Wassersäule und relativiert auf 1 m^3 an der Station Boknis Eck (22.05, 19.06. und 14.08. 1990).

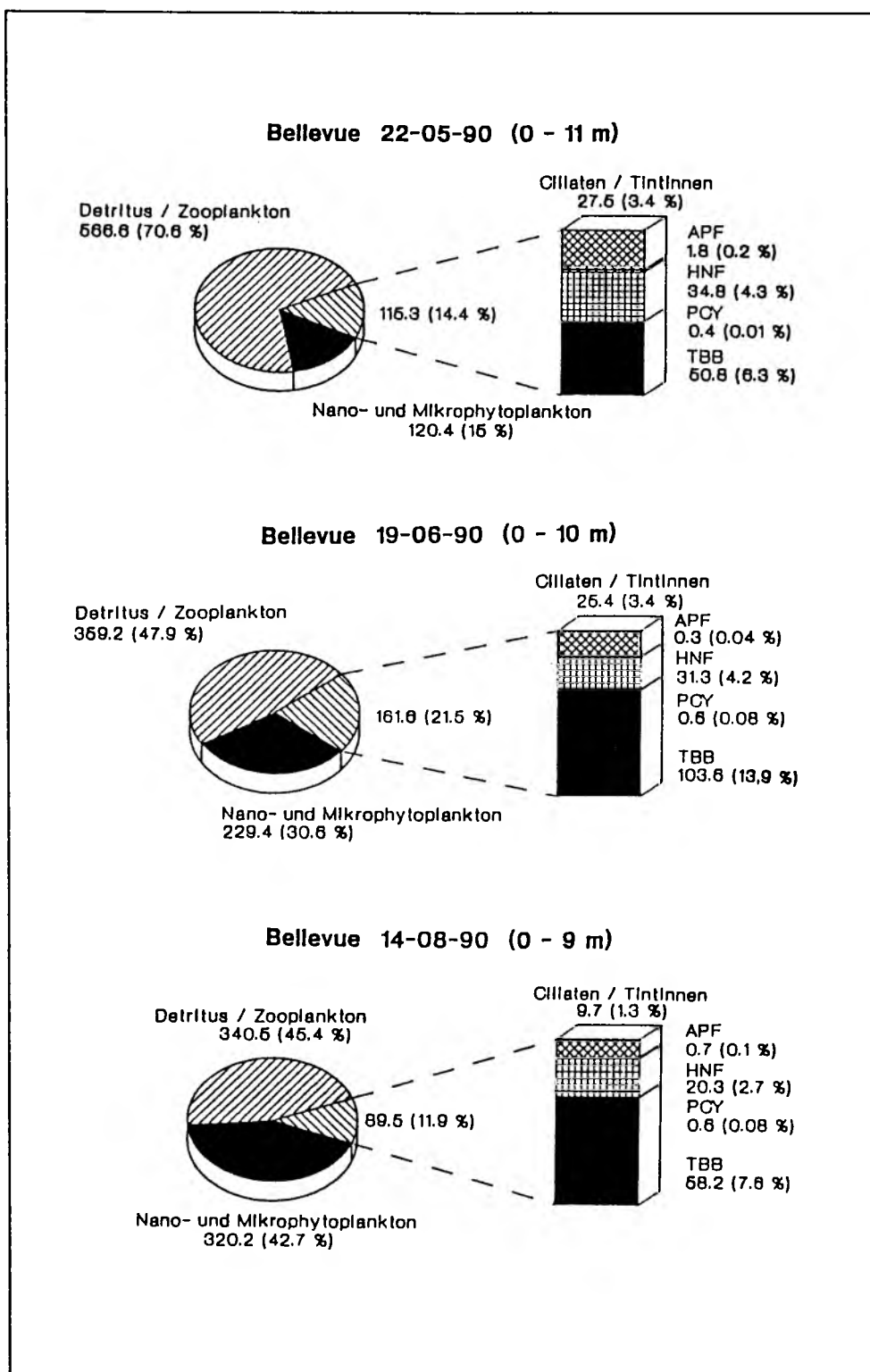


Abb. 3.15: Verteilung der Biomasse (mg C m⁻³) von Bakterien (TBB), Pikocyanobakterien (PCY), heterotrophen Nanoflagellaten (HNF), autotrophen Pikoflagellaten (APF), Ciliaten, Tintinnen, Nano- und Mikrophytoplankton, Mikrozooplankton und des biogenen Detritus, integriert über die Wassersäule und relativiert auf 1 m³ an der Station Bellevue (22.05, 19.06. und 14.08. 1990).

Der Hauptanteil des partikulären organischen Kohlenstoffes ist mit einer Ausnahme (Boknis Eck, 14.08.90) für beide Stationen in der Fraktion 'Detritus / Zooplankton' festgelegt, wobei in der Kieler Förde im Vergleich zur Kieler Bucht eine annähernd doppelt so hohe Konzentration berechnet wurde. Während in der Kieler Bucht die Biomasse dieser Fraktion von Mai bis August von 239,1 über 220,3 auf 156,9 mg C m^{-3} absinkt, zeigt sich für die Kieler Förde ein ausgeprägterer Rückgang der Werte von 566,6 auf 340,5 mg C m^{-3} . Der prozentuale Anteil dieser Fraktion am Gesamt - POC - Gehalt liegt in der Kieler Bucht zwischen 64,3 (Mai) und 28,1 % (August). Demgegenüber kommt dieser Fraktion in der KielerFörde mit 70,6 % abnehmend auf 45,4 % innerhalb des POC - Pools eine größere Bedeutung zu.

Im Gegensatz zur 'Detritus / Zooplankton' - Biomasse erlangt die Biomasse des Nano- und Mikrophytoplanktons sowie ihr Anteil am Gesamt - POC von Mai bis August immer mehr an Bedeutung. Für den Mai wurde in der Kieler Bucht eine Nano- und Mikrophytoplanktonbiomasse von 71,2 mg C m^{-3} (Kieler Förde: 120,4 mg C m^{-3}) ermittelt, die bis August auf 364,2 mg C m^{-3} (Kieler Förde: 320,2 mg C m^{-3}) ansteigt. Diese Zunahme entspricht bezogen auf den Gesamt - POC - Gehalt einem prozentualen Anstieg von 19,1 % auf 65,2 % (Kieler Förde: von 15,0 % auf 42,7 %).

Die zusammengefaßte Gruppe der Organismen, die die unteren Trophieebenen des Systems repräsentieren (Bakterien, Pikocyanobakterien, heterotrophe Nanoflagellaten, autotrophe Pikoflagellaten, Ciliaten und Tintinnen), erreicht im Juni an beiden Stationen, bezogen auf ihre Biomasse und ihren Anteil an der Gesamt - POC - Konzentration, mit 88,5 $\text{mg C m}^{-3} = 21,7 \%$ (Kieler Bucht) bzw. 161,6 $\text{mg C m}^{-3} = 21,5 \%$ (Kieler Förde) ihre Maxima. Für den Mai kann eine etwas geringere Biomasse und ein um zirka 1/3 reduzierter Anteil am Gesamt - POC für diese Organismengruppe festgestellt werden. Im August ist mit 37,8 bzw. 89,5 mg C m^{-3} (Kieler Förde) nur noch die Hälfte der Biomasse vom Mai anzutreffen und ihr Beitrag am Gesamt - POC - Gehalt sinkt auf 6,8 % bzw. 11,9 % (Kieler Förde) ab.

Im Mai werden Biomassemaxima und höchste Anteile am Gesamt - POC in der Kieler Bucht von heterotrophen Nanoflagellaten und in der Kieler Förde zusätzlich von Ciliaten und Tintinnen sowie von autotrophen Pikoflagellaten erreicht. Die verbleibenden Organismengruppen dieser Planktonfraktion weisen für die jeweils betreffende Station ihre Maximalwerte im Juni auf. Im gleichen Monat erreichen die Bakterien mit 43,2 $\text{mg C m}^{-3} = 10,8 \%$ (Kieler Bucht) bzw. 103,6 $\text{mg C m}^{-3} = 13,9 \%$ (Kieler Förde) des gesamten partikulären organischen Kohlenstoffes ihre höchste Abundanz und Biomasse. Auch während der Untersuchungen im Mai (Ausnahme: heterotrophe Nanoflagellaten an der Station Boknis Eck) und August zeigt die Biomasse der Bakterien mit 3,1 - 7,6 % innerhalb dieser Planktongruppe die höchsten Anteile an der Gesamt - POC - Konzentration.

Zu dem vorhandenen 'standing stock' des partikulären organischen Kohlenstoffes kann durch auto- und heterotrophe Prozesse eine zusätzliche primäre und sekundäre Bildung von organischen Partikeln erfolgen. Im Rahmen dieser Studie konnte jedoch nur die Messung der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion erfolgen.

Die integrierte und auf 1 m^3 relativierte mikrobielle Netto - Sekundärproduktion (Tab. 3.3) erreicht in der Kieler Bucht Werte zwischen 3,5 und 24,6 $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, was einem prozentualen Anteil am aktuellen Gesamt - POC - Gehalt von 0,9 bis 6,2 % entspricht. In der Kieler Förde wurden mit 19,2 bis 98,3 $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (= 2,4 - 13,1 % des Gesamt - POC - Gehaltes) um den Faktor 4,0 bis 5,5 höhere bakterielle Produktionsraten bestimmt. Die Produktionsmaxima sind für beide Stationen im Juni anzutreffen. Während sich jedoch in der Kieler Bucht noch im August eine vergleichbar hohe Bakterienproduktion feststellen läßt, sinkt die mikrobielle Sekundärproduktion an der Station Bellevue im gleichen Monat annähernd auf den für den Mai ermittelten Wert ab.

Tab. 3.3: Integrierte mikrobielle Netto - Sekundärproduktion ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) = BP, relativiert auf 1 m^3 und ihr prozentualer Anteil = BP % am Gesamt - POC - Gehalt an den Stationen Boknis Eck und Bellevue (22.05., 19.06. und 14.08. 1990).

Station	Datum	BP	BP %
Boknis Eck	22.05.90	3,9	0,9
Boknis Eck	19.06.90	24,6	6,2
Boknis Eck	14.08.90	23,5	4,2
Bellevue	22.05.90	19,2	2,4
Bellevue	19.06.90	98,3	13,1
Bellevue	14.08.90	20,6	2,8

3.3. Untersuchungen in der zentralen Ostsee

Die Daten der hydrographischen Variablen (Temperatur und Salzgehalt) und anorganischen Nährsalze (Nitrat, Nitrit und gelöstes Orthophosphat) sowie der planktologischen Variablen (POC und PON, Chlorophyll *a* und Primärproduktion) aus den Driftgebieten A und B wurden bereits von Haupt (1991), Petersen (1991), Reckermann (1991) und Scharenberg (1991) veröffentlicht. Deshalb soll an dieser Stelle **lediglich** deskriptiv auf die vorgefundenen physikochemischen und biologischen Verhältnisse in den beiden Untersuchungsgebieten eingegangen werden. Zum besseren Verständnis der Ergebnisse werden jedoch exemplarisch für beide Untersuchungsareale die Meßergebnisse der entsprechenden Variablen aus der Bornholm- und Gotlandsee graphisch dargestellt.

3.3.1. Hydrographie und Nährsalze

Die untersuchte Wassersäule in der Bornholmsee (Wassertiefe 70 m) weist eine hydrographische Dreigliederung auf (Abb. 3. 16). Bis in 23 m Wassertiefe dehnt sich die homogene Deckschicht aus, die während der viertägigen Untersuchungsphase durch eine starke thermische Sprungschicht (ca. $0,9\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$) vom Winterwasser isoliert wurde. Temperatur und Salzgehalt erreichen in der homogenen Deckschicht Werte von $16,1 - 18,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ bzw. $7,4 - 7,9 \cdot 10^{-3}$. Das Winterwasser (mittlere Temperatur $6,5\text{ }^{\circ}\text{C}$; mittlerer Salzgehalt $8,2 \cdot 10^{-3}$) erstreckt sich bis in 60 m Wassertiefe und wird durch eine starke Halokline, die den Beginn des salzreicheren Tiefenwassers markiert (maximaler Salzgehalt $12,6 \cdot 10^{-3}$), getrennt.

Eine hydrographische Stratifizierung der Wassersäule in drei unterschiedliche Wasserbereiche kann im wesentlichen auch für das Driftgebiet in der Gotlandsee festgestellt werden (Abb. 3.17). Neben der primären Thermokline (ca. 20 m; $0,9\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$) erfolgte aufgrund einer Erhöhung der Oberflächentemperatur um $2,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ innerhalb von 8 Tagen eine zusätzliche Differenzierung der homogenen Deckschicht mittels einer sekundären Thermokline ($0,3\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$) in 12 - 14 m (Haupt, 1991), die zum Ende des Driftexperimentes auf ca. 19 m absinkt. Die gemessenen Temperaturen und Salzgehalte betragen im Oberflächenbereich im Mittel $17,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ bzw. $7,1 \cdot 10^{-3}$. Das Winterwasser ($5,0\text{ }^{\circ}\text{C}$; $7,3 \cdot 10^{-3}$) umfaßt den Bereich von 30 bis 80 m, dem sich, gekennzeichnet durch eine starke Halokline, das salzreichere Tiefenwasser (bis $10,8 \cdot 10^{-3}$ in 150 m) anschließt.

Aus den vorgenommenen Lichtmessungen (Quantameter, Secchischeibe) ergibt sich für beide Untersuchungsgebiete die untere Grenze der euphotischen Zone (1 % Lichttiefe) zwischen 17 und 18 m. Beispielhaft für die Gotlandsee sind die Lichtmeßwerte der Station 208 in der Abbildung 3.17 dargestellt. Somit entsprach zum Zeitpunkt der Untersuchungen die vertikale Ausdehnung der euphotischen Zone in etwa der Dimension der homogenen Deckschicht.

In beiden Driftgebieten liegen die Konzentrationen der anorganischen Stickstoffnährsalze Nitrat und

Nitrit (Abb. 3.16 und 3.17) in der homogenen Deckschicht unter $0,2 \mu\text{M N dm}^{-3}$. Die Maxima für Nitrit ($0,1 - 0,5 \mu\text{M NO}_2 \text{ dm}^{-3}$) wurden stets unterhalb der Thermokline nachgewiesen. Für Nitrat ist unterhalb der thermischen Sprungschicht eine ausgeprägte Zunahme der Konzentration mit der Tiefe zu verzeichnen. Die höchsten Nitratwerte in der Bornholmsee finden sich in Bodennähe ($10,7 - 12,1 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$). In der Gotlandsee erreicht die Nitratkonzentration ihre Maximalwerte mit $7,1 - 10,3 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$ in 90 - 100 m Wassertiefe, unterhalb derer der Nitratgehalt, hervorgerufen durch die geringe Sauerstoffspannung, deutlich absinkt (Werte der Station 207 und 208: $0,4 - 1,1 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$).

Für gelöstes Orthophosphat wurden innerhalb der homogenen Deckschicht Konzentrationen von $< 0,1 - 0,5 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ gemessen (Abb. 3.16 und 3.17). Bis zur unteren Grenze des Winterwassers steigt der Gehalt an gelöstem Orthophosphat in der Bornholmsee auf maximal $1,9 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ (Station 197) und in der Gotlandsee auf maximal $0,9 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ (Station 207) an. Mit dem Übergang in das salzreichere Tiefenwasser bis hin zum Sediment erfolgt für diesen chemischen Konstituenten die ausgeprägteste Konzentrationszunahme, wobei in der Bornholmsee maximal $2,9 \mu\text{M PO}_4 \text{ m}^{-3}$ (Station 195) und in der Gotlandsee maximal $6,0 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ (Station 208) gemessen wurden.

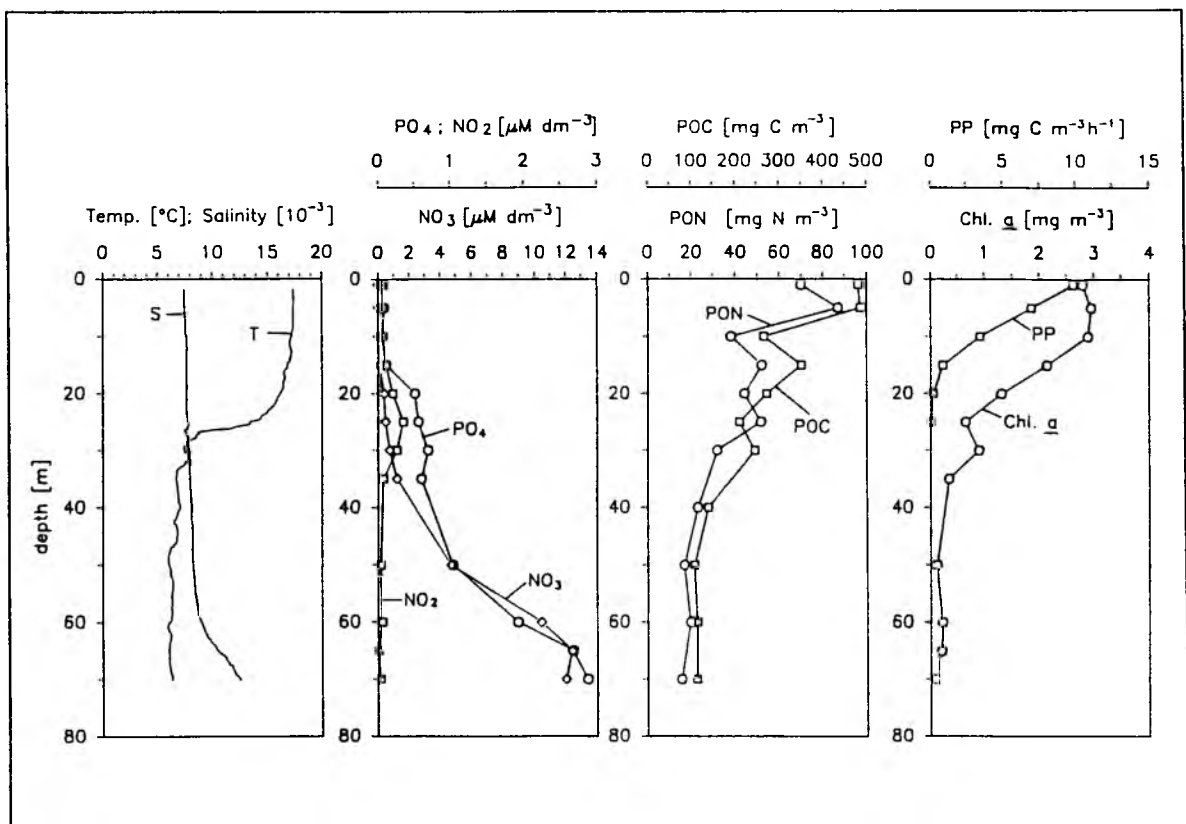


Abb. 3.16: Temperatur und Salzgehalt der Station 196, gelöstes Orthophosphat, Nitrat und Nitrit der Station 195, POC und PON der Station 196, Chlorophyll a und partikuläre Netto - Primärproduktion der Station 195 aus der Bornholmsee während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

3.3.2. Planktologische und mikrobiologische Bestandsvariablen

Entsprechend der physikalischen Strukturierung der Wassersäule in beiden Untersuchungsgebieten finden sich die höchsten Biomassekonzentrationen, ausgedrückt in POC und PON, in der durchmischten Deckschicht (Abb. 3.16 und 3.17). Für beide Untersuchungsgebiete lassen sich hinsichtlich der Maximalwerte (POC - und PON - Mittelwerte für die Bornholmsee: $475 \pm 13 \text{ mg C m}^{-3}$, $76 \pm 9 \text{ mg N m}^{-3}$; desgleichen für die Gotlandsee: $421 \pm 23 \text{ mg C m}^{-3}$, $66 \pm 6 \text{ mg N m}^{-3}$), die ausschließlich aus Wassertiefen von 1 - 5 m ermittelt wurden, keine signifikanten Unterschiede feststellen. Unterhalb der euphotischen Zone erfolgt eine ausgeprägte Abnahme der Biomassevariablen. Während in der Bornholmsee die Werte bis zur Sedimentnähe auf $113 - 182 \text{ mg POC m}^{-3}$ bzw. $15 - 26 \text{ mg PON m}^{-3}$ zurückgehen, wurden für die Gotlandsee, bedingt durch die größere Wassertiefe, Werte um 94 mg POC m^{-3} bzw. $15 - 21 \text{ mg PON m}^{-3}$ bestimmt.

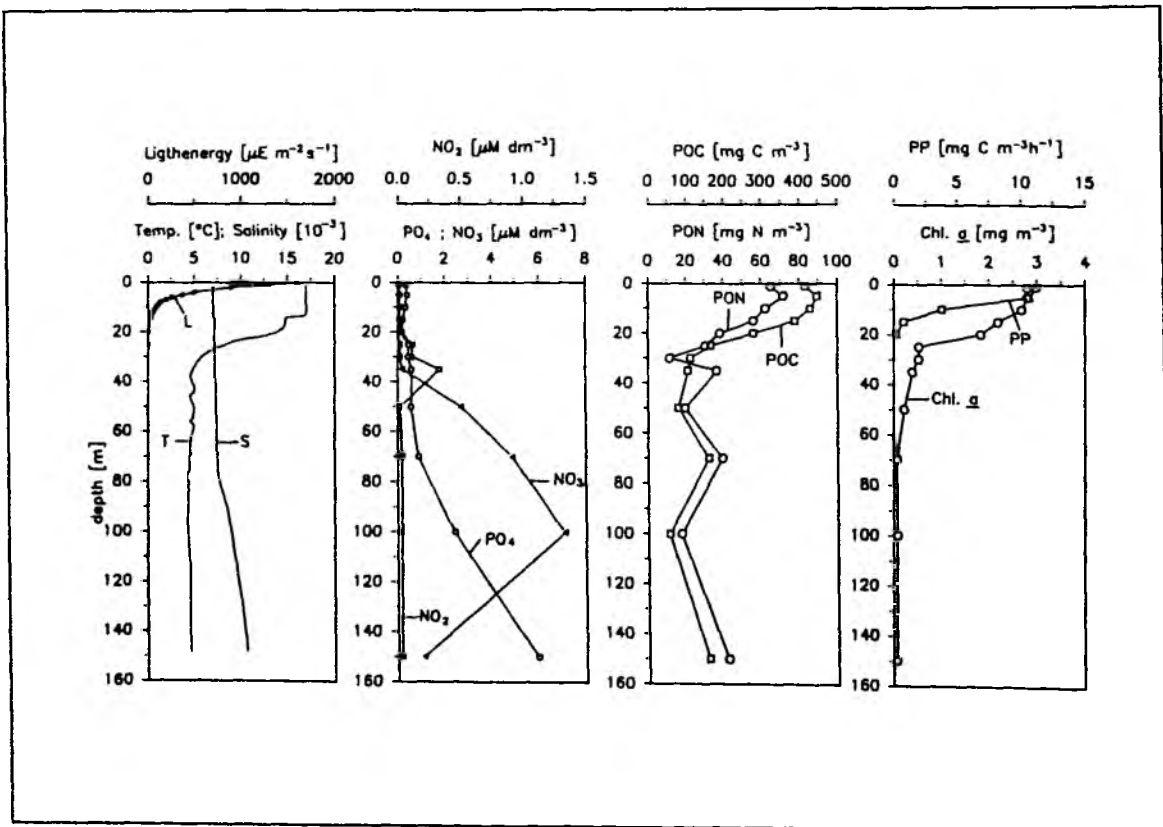


Abb. 3.17: Temperatur, Salzgehalt, Licht, gelöstes Orthophosphat, Nitrat, Nitrit, POC, PON, Chlorophyll *a* und partikuläre Netto - Primärproduktion der Station 208 aus der Gotlandsee während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

Die Vertikalverteilung der autotrophen Biomasse - indiziert durch Chlorophyll a - Messungen - zeigt eine deutliche Beziehung zur euphotischen Zone (Abb. 3.16 und 3.17). In beiden Untersuchungsgebieten wurden mit $2,1 - 3,2 \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ die maximalen Konzentrationen im Bereich von 1 - 10 m Wassertiefe ermittelt. Bereits oberhalb der Thermokline (15 m) erfolgt ein ausgeprägter Rückgang der Chlorophyll *a* -

Konzentrationen, die sich ab 50 und 70 m bis in Sedimentnähe auf Werte um 0,06 - 0,10 mg Chl. $a\ m^{-3}$ stabilisieren.

Aufgrund der Lichtverhältnisse in der Wassersäule konnte eine primäre Bildung biogener Partikel durch die Photosynthese nur in der durchmischten Deckschicht stattfinden (Abb. 3.16 und 3.17). Die Produktionsmaxima wurden stets nahe der Wasseroberfläche (1 - 5 m) gemessen und erreichen in beiden Meeresgebieten zwischen 8,3 und 18,1 mg C $m^{-3}\ h^{-1}$. Spätestens unterhalb von 5 m Wassertiefe ist eine stark ausgeprägte Abnahme der Produktionsraten festzustellen, die mit dem Beginn der Thermokline nicht mehr nachweisbar waren.

Die folgenden, vom Autor erarbeiteten Meßergebnisse der planktologischen und mikrobiologischen Variablen sind in Form von Isoplethendiagrammen dargestellt. Die in der Bornholmsee durchgeführte viertägige Driftphase vom 31.07. bis 03.08.1990 umfaßt die Stationen 195, 196, 197 und 199, während die viertägige Driftphase in der Gotlandsee die Stationen 206, 207, 208 und 209 beinhaltet. Die einzelnen Stationen werden in den Grafiken an der oberen Horizontalachse durch die Tagesnummer des Driftexperimentes repräsentiert.

Bezogen auf den Untersuchungszeitraum weist die vorangestellte Analyse der in den Abbildungen 3.18 - 3.23 dargestellten biologischen Variablen für beide Driftgebiete eine große horizontale und zeitliche Homogenität innerhalb der durchmischten Deckschicht auf. Als zusätzliches Beurteilungskriterium für die verhältnismäßig geringe räumliche und zeitliche Variabilität in der homogenen Deckschicht können für beide Untersuchungsgebiete die prozentualen Standardabweichungen der integrierten Einzelwerte (0 - 20 m) (Tab. 3.4) herangezogen werden. Insgesamt bewegt sich die prozentuale Standardabweichung vom Mittelwert zwischen 4,7 und maximal 33,8 %, wobei die geringsten Abweichungen für die Stationen in der Gotlandsee zu verzeichnen sind.

Tab. 3.4: Mittelwert (Avg) und prozentuale Standardabweichung (Sd %) der autotrophen Pikoflagellatenbiomasse = APFB, Gesamtpikocyanobakterienbiomasse = TCB, heterotrophen Nanoflagellatenbiomasse = HNFB, Gesamtbakterienbiomasse = TBB, bakteriellen Sekundärproduktion = BP und der partikulären pDNA - Konzentration = pDNA, integriert von 0 - 20 m, in mg C m^{-2} bzw. mg C $m^{-2}\ d^{-1}$ (BP) bzw. mg pDNA m^{-2} (pDNA) für die Bornholm- und Gotlandsee während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

Untersuchungsgebiet		APF	TCB	HNFB	TBB	BP	pDNA
Bornholmsee	Avg	23,8	112,3	742,6	900,8	425,3	293,0
	Sd %	33,8	13,7	31,4	19,1	22,9	13,7
Gotlandsee	Avg	49,7	120,8	377,9	1165,9	570,9	395,5
	Sd %	21,0	22,7	21,2	4,7	5,1	18,6

Die Vertikalverteilung von Abundanz und Biomasse der autotrophen Pikoflagellaten folgt weitestgehend den bereits beschriebenen biotischen Variablen POC / PON und Chlorophyll a (Abb. 3.18). Die Maximalwerte für die Vertikalverteilung der Zellzahl und Biomasse der autotrophen Pikoflagellaten sind stets im

Oberflächenbereich (0 - 10 m) anzutreffen, wohingegen sich mit einer Ausnahme in der Bornholmsee (3. Drifttag) ab spätestens 50 m Wassertiefe die Zellzahlen unterhalb der mikroskopischen Nachweisgrenze ($< 0,1 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3}) befanden. Während in der Bornholmsee die Maximalwerte zwischen $1,4 - 3,9 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $1,4 - 3,9$ mg C m^{-3} erreichen, konnte aus der Gotlandsee eine annähernd doppelt so hohe Abundanz und Biomasse ($2,9 - 5,9 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $2,9 - 5,9$ mg C m^{-3}) der autotrophen Pikoflagellaten ermittelt werden.

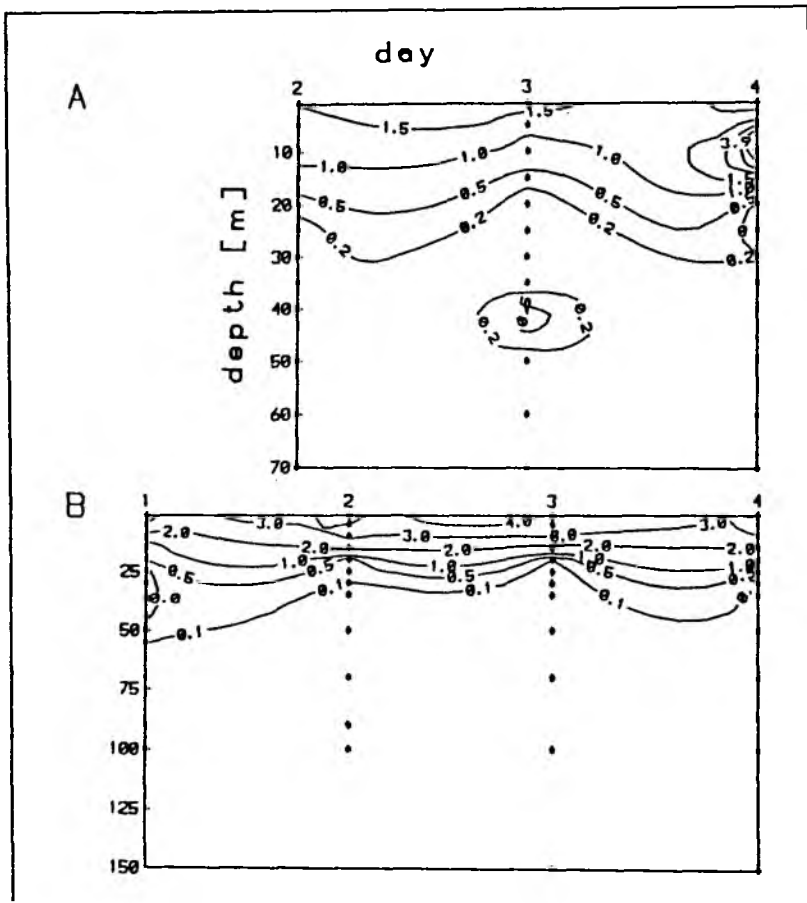


Abb. 3.18: Zellzahl (10^9 Zellen m^{-3}) und Biomasse (mg C m^{-3}) der autotrophen Pikoflagellaten im Driftgebiet der Bornholmsee (A) und der Gotlandsee (B) während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

Den größten Anteil am autotrophen Pikoplankton erreichen in beiden Untersuchungsgebieten die Pikocyanobakterien. Für beide Untersuchungsareale lassen sich bezüglich der Vertikalverteilung dieser Variablen und ihrer Meßgrößen keine signifikanten Unterschiede feststellen (Abb. 3.19). Die höchste Abundanz und Biomasse der Pikocyanobakterien konzentriert sich im wesentlichen auf den Bereich der Wasseroberfläche (1 - 5 m). Für beide Untersuchungsgebiete liegen maximale Zell- und Biomassekonzentrationen von $290 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $11,3$ mg C m^{-3} vor. Somit sind die Pikocyanobakterien - bezogen auf die Zellzahl - um den Faktor 100 häufiger als die autotrophen Pikoflagellaten. Im Vergleich zur Biomasse der autotrophen Pikoflagellaten läßt sich hinsichtlich des Biomasseanteils der Pikocyanobakterien nur ein Faktor von 2 - 5 errechnen.

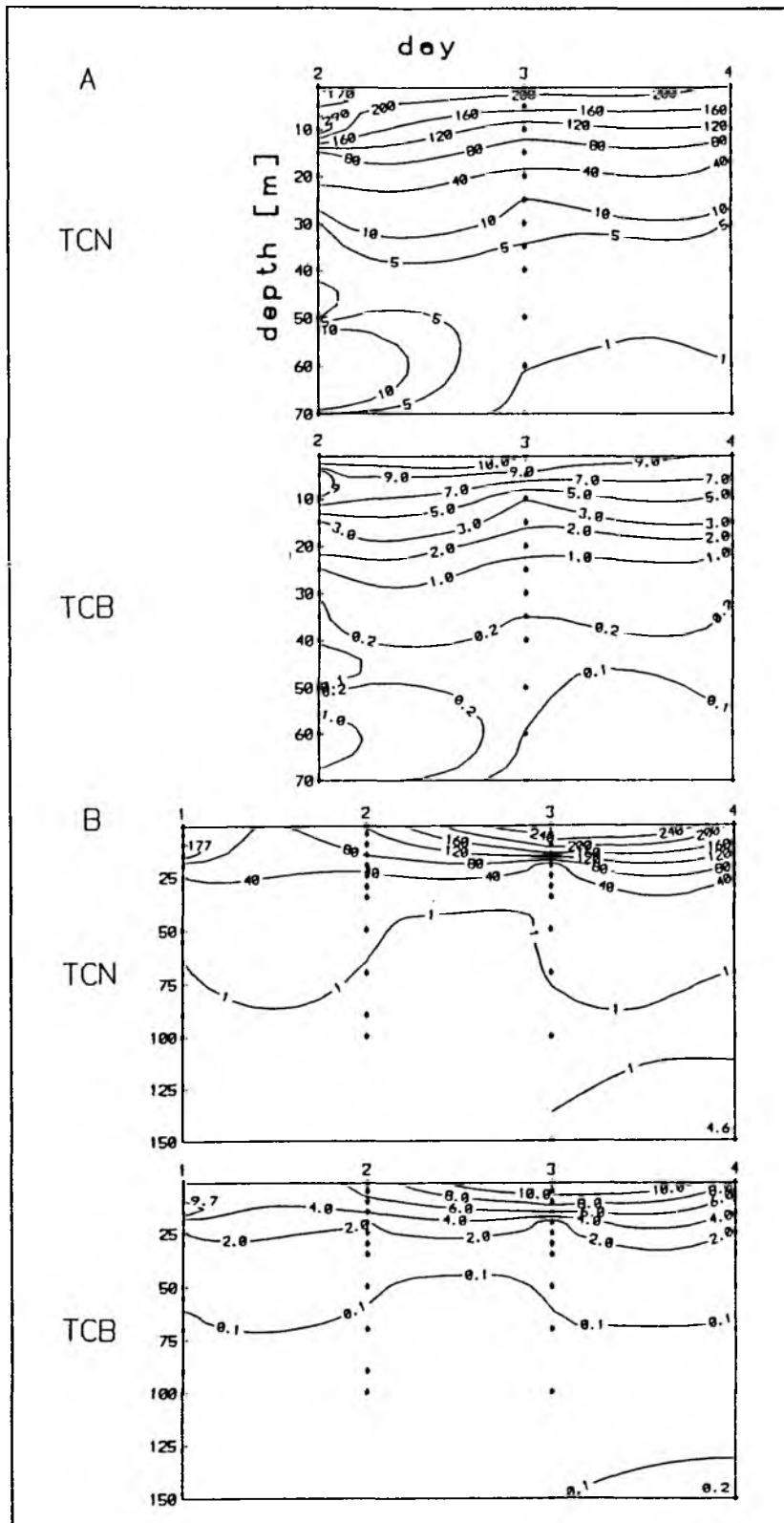


Abb. 3.19: Zellzahl (=TCN in 10^9 Zellen m^{-3}) und Biomasse (=TCB in $mg\ C\ m^{-3}$) der Pikocyanobakterien im Driftgebiet der Bornholmsee (A) und der Gotlandsee (B) während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

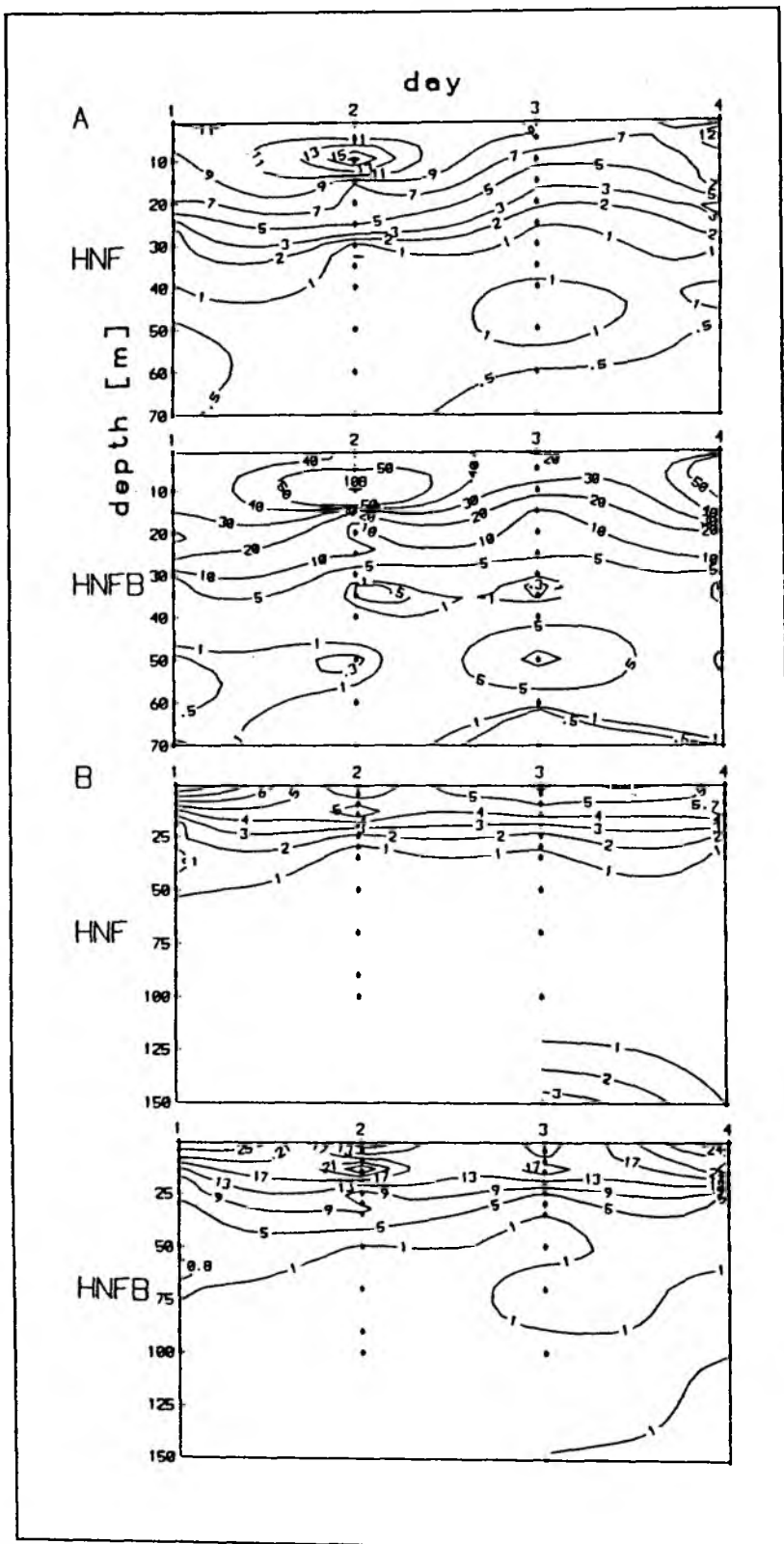


Abb. 3.20: Zellzahl (= HNF in 10^9 Zellen m^{-3}) und Biomasse (= HNFB in $mg\ C\ m^{-3}$) der heterotrophen Nanoflagellaten im Driftgebiet der Bornholmsee (A) und der Gotlandsee (B) während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

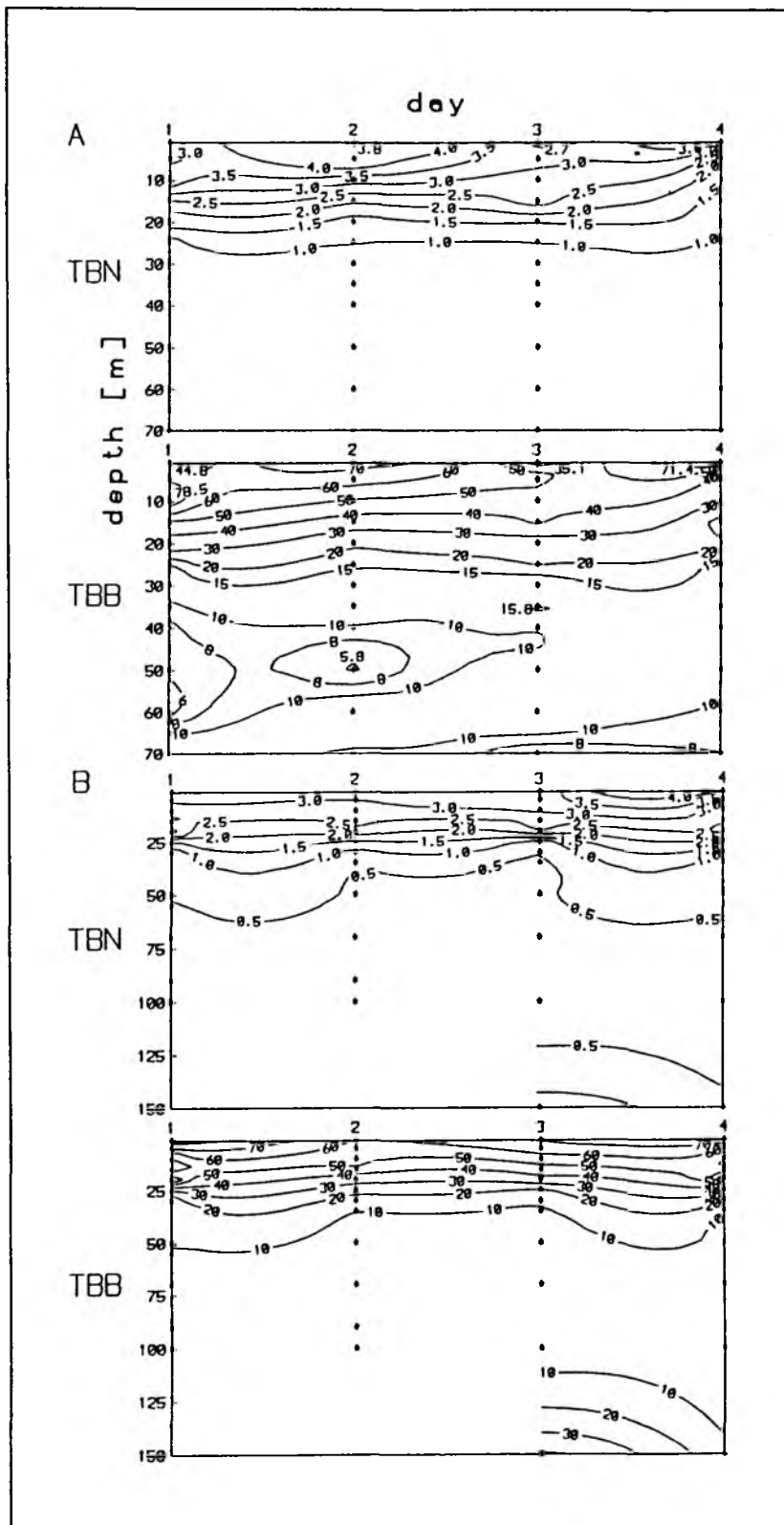


Abb. 3.21: Zellzahl (= TBN in 10^{12} Zellen m^{-3}) und Biomasse (= TBB in $mg\ C\ m^{-3}$) der Bakterien im Driftgebiet der Bornholmsee (A) und der Gotlandsee (B) während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

Bereits innerhalb der homogenen Deckschicht erfolgt ein deutlicher Rückgang von Zellzahl und Biomasse. Im Bereich der Thermokline betragen die Werte nur noch 1/5 der Oberflächenwerte und in ca. 70 m Tiefe nur noch 1/100 (Biomasse) bzw. 1/200 (Zellzahl). In der Gotlandsee wurden an den beiden letzten Tagen des Driftexperimentes zusätzlich Proben aus dem anoxischen Bereich der Wassersäule (150 m) genommen. Die Auswertung der Zellzählungen deutet auf eine Akkumulation der Pikocyanobakterien in diesem Bereich hin, da ein signifikanter Anstieg der Zellzahlen und -biomasse von 100 m auf 150 m (0,13 auf maximal $4,60 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. 0,005 auf maximal $0,200 \text{ mg C m}^{-3}$) zu verzeichnen ist.

In den Meßergebnissen für Abundanz und Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten spiegelt sich bezüglich der beiden Driftgebiete eine große Variabilität dieser Meßgrößen wider (Abb. 3.20). Ein generelles Charakteristikum bleibt jedoch die enge Bindung dieser Variablen an autotrophe und mikrobielle Prozesse (s. u.), die sich durch Maximalkonzentrationen innerhalb der homogenen Deckschicht und einer deutlichen Abnahme der Werte unterhalb der Thermokline ausdrückt. Für die Bornholmsee wurden Höchstwerte von $9,0 - 17,8 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $33,9 - 108,0 \text{ mg C m}^{-3}$ ermittelt, während für die Gotlandsee mit $6,2 - 9,3 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $21,8 - 31,8 \text{ mg C m}^{-3}$ insgesamt etwas niedrigere Werte angetroffen wurden. Eine Integration der Biomassewerte innerhalb der homogenen Deckschicht (0 - 20 m) ergibt für die Bornholmsee eine doppelt so hohe heterotrophe Nanoflagellatenbiomasse als für die Gotlandsee (Tab. 3.4).

Zwischen 40 und 50 m Wassertiefe stabilisiert sich die Anzahl der heterotrophen Nanoflagellaten auf $< 1,0 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} , während besonders für die Bornholmsee die Vertikalverteilung der Biomasse im unteren Bereich der Wassersäule mit lokal begrenzten sekundären und tertiären Maxima bezogen auf die 1 mg C m^{-3} - Isolinie ein heterogenes Bild aufweist. Ebenso wie für die Pikocyanobakterien erfolgt in der Gotlandsee für die heterotrophen Nanoflagellaten eine Akkumulation der Zellzahl und Biomasse in 150 m Wassertiefe.

Die ermittelten Werte für Abundanz und Biomasse der Bakterien weisen für beide Driftgebiete keine signifikanten Unterschiede auf (Abb. 3.21). Höchste Zell- und Biomassekonzentrationen mit $4,7 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} respektive $78,5 \text{ mg C m}^{-3}$ (Bornholmsee) bzw. $4,2 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} respektive $86,3 \text{ mg C m}^{-3}$ (Gotlandsee) befinden sich stets im oberen Bereich der homogenen Deckschicht. Bis zur Thermokline sinken Abundanz und Biomasse der Bakterien auf ca. 1/3 der Oberflächenwerte ab. Unterhalb der Thermokline wurden nur noch $< 1,0 - 0,5 \cdot 10^{12}$ Bakterienzellen m^{-3} und Biomassewerte von $5,8 - 15,8 \text{ mg C m}^{-3}$ ermittelt. Eine Ausnahme bildet auch für diese Variablen die Probennahme aus dem anoxischen Bereich der Wassersäule (150 m) während des 3. und 4. Drifttages in der Gotlandsee. In dieser Region steigen Abundanz (bis $1,2 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3}) und Biomasse (bis $41,2 \text{ mg C m}^{-3}$) erneut signifikant an.

3.3.3. Produktivität des Bakterioplanktons

Für die bakterielle Sekundärproduktion ergibt sich im Vergleich zur eher als konservativ zu

bezeichnenden Gesamtbakterienzahl und -biomasse ein mit der Tiefe stärker ausgeprägter Gradient (Abb. 3.22). Die Oberflächenwerte von $24,7 - 45,2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ sinken bis zur Temperatursprungschicht auf maximal $1/4$, während im Tiefenwasser nur noch $1/10$ bis maximal $1/40$ der Oberflächenwerte erreicht wird. Die höchsten mikrobiellen Produktionsraten fallen mit den Maxima der Bakterienabundanz und -biomasse in der Oberflächenregion der homogenen Deckschicht zusammen. Die Verhältnisse der mikrobiellen Biomasse zur mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion (Verdopplungszeit der bakteriellen Biomasse) betragen in der homogenen Deckschicht maximal $1,4 - 1,9$ Tage, wohingegen im Tiefenwasser Zeiten von $3,3$ bis $8,1$ Tage und für die Proben aus 150 m Wassertiefe bis zu $59,8$ Tagen ermittelt wurden.

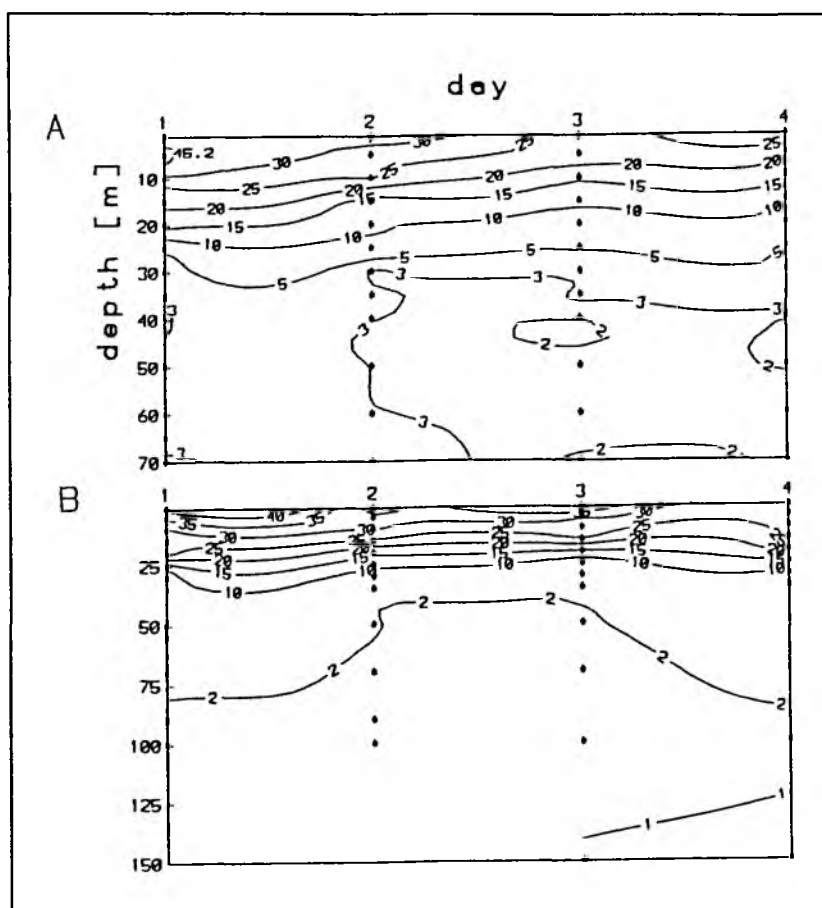


Abb. 3.22: Mikrobielle Netto - Sekundärproduktion ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) im Driftgebiet der Bornholmsee (A) und der Gotlandsee (B) während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

Aufgenommene Tagesgänge der mikrobiellen Sekundärproduktion mit Probennahmen am frühen Vormittag (ca. 9 Uhr), um die Mittagszeit (ca. 12 Uhr) und um Mitternacht (zwischen 23 - 24 Uhr) zeigen keine Tagesrhythmik der bakteriellen Produktionsraten. Die maximale prozentuale Abweichung innerhalb eines Tagesganges beläuft sich auf $6,3\%$ und weist somit für den Zeitraum der Probennahmen auf eine nahezu konstante mikrobielle Produktionsleistung, die für die Bakterien eine kontinuierliche Substratverfügbarkeit voraussetzt, hin.

3.3.4. pDNA - Messungen

Die vertikale und zeitliche Verteilung der pDNA - Konzentration (Abb. 3.23) orientiert sich weitestgehend an allen bereits vorgestellten biologischen Variablen. Innerhalb der homogenen Deckschicht wurden maximale pDNA - Konzentrationen von 15,8 - 22,8 mg pDNA m⁻³ (Bornholmsee) und 18,6 - 29,9 mg pDNA m⁻³ (Gotlandsee) gemessen. Für beide Untersuchungsgebiete läßt sich zum Ende des Driftexperimentes ein Anstieg des pDNA - Gehaltes feststellen. Während sich der pDNA - Anstieg in der Gotlandsee mit einer gleichzeitig ansteigenden Bakterienzellzahl korrelieren läßt, ist für die Bornholmsee keine der vorgestellten Zellzahlvariablen eindeutig der zum Ende des Driftexperimentes vorgefundenen pDNA - Akkumulation zuzuordnen.

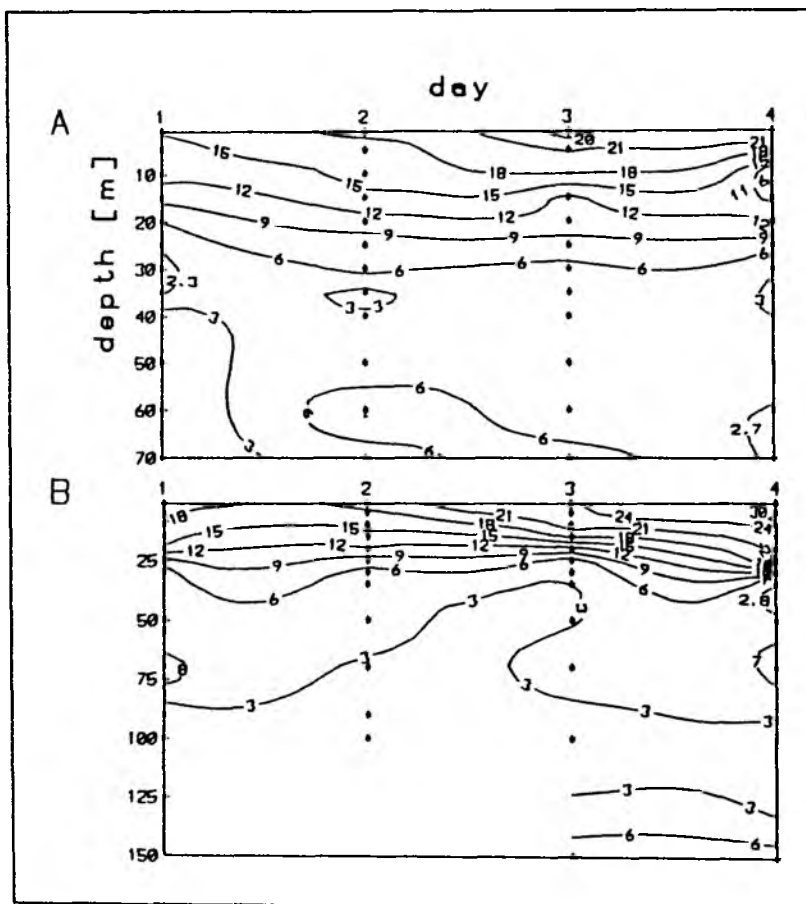


Abb. 3.23: pDNA - Konzentration (mg pDNA m⁻³) im Driftgebiet der Bornholmsee (A) und der Gotlandsee (B) während der Untersuchung 'BE80P 90'.

Im Bereich der Thermokline konnten, vergleichbar mit der Bakterienabundanz, ca. 1/3 der jeweiligen Maximalkonzentrationen der pDNA gemessen werden. Innerhalb des Winterwassers und des salzreicheren Tiefenwassers weist die Verteilung der pDNA - Konzentration mit Werten von 0,3 bis 7,7 mg pDNA m⁻³ eine hohe Heterogenität auf. Wie bereits für alle anderen biologischen Variablen dokumentiert, erfolgt auch für

den pDNA - Gehalt der Proben aus 150 m Wassertiefe ein Konzentrationsanstieg, der sich von ca. 1,3 auf 7,7 mg pDNA m⁻³ beläuft.

Durchschnittliche pDNA - Konzentrationen (Station 196 und 207) der Größenfraktionen 0,2 - < 2 µm, ≥ 2 - < 5 µm und ≥ 5 µm sind in der Abbildung 3.24 dargestellt. Für alle Tiefenhorizonte befindet sich der Hauptanteil des pDNA - Gehaltes (55,3 - 93,4 %) in der Größenfraktion 0,2 - < 2 µm. Die Größenklasse ≥ 2 - 5 µm erreicht nur in 1, 5 und 20 m Tiefe 1/3 bis 1/5 des Gesamt - pDNA - Gehaltes, während der Fraktion ≥ 5 µm mit einer Ausnahme in 35 m eine größere Bedeutung in mittleren Tiefen (20 - 50 m) mit 20,0 - 27,5 % zukommt.

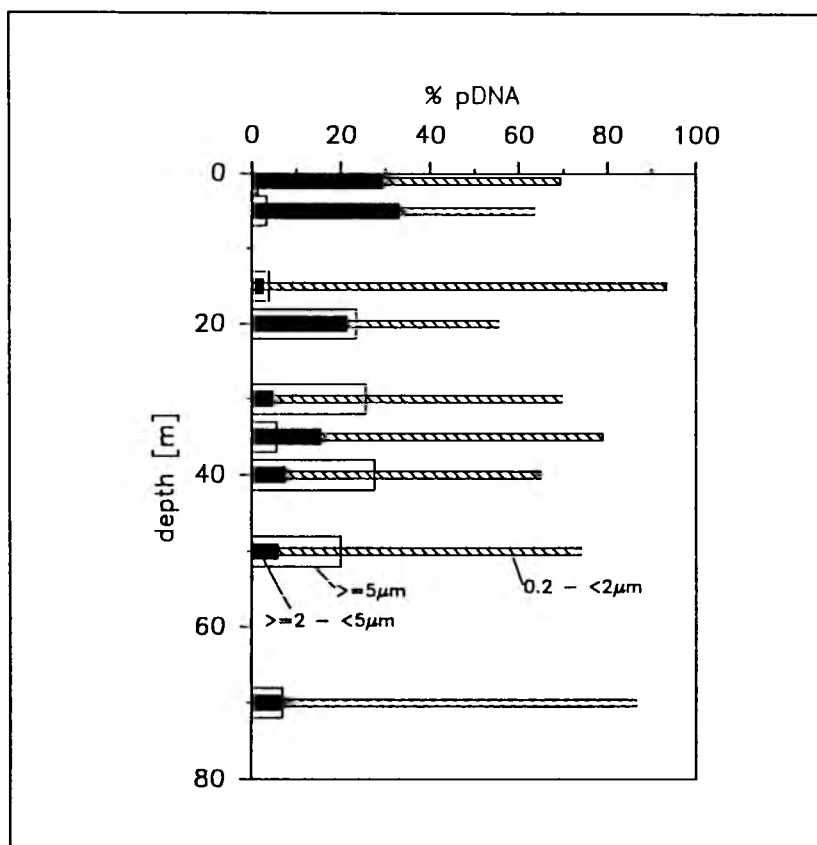


Abb. 3.24: Prozentuale Verteilung der pDNA - Konzentration auf unterschiedliche Größenklassen in der mittleren Ostsee; Daten aus der Bornholm- und Gotlandsee während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

Eine Größenklassendifferenzierung des pDNA - Gehaltes zusammen mit den Variablen Chlorophyll *a*, POC, PON und partikuläres Gesamtphosphat wurde für 3 Tiefen (5, 25 und 70 m) an der Station 199 vorgenommen (Abb. 3.25). Die Fraktionierung wurde für die Größenklassen 0,2 - < 1 µm, ≥ 1 - < 2 µm, ≥ 2 - < 5 µm, ≥ 5 - < 20 µm und > 20 µm durchgeführt, wobei, wie für alle Fraktionierungsexperimente geltend, die erhaltenen Größenklassen eher die Bedeutung einer praktischen Skala besitzen, die nicht immer die reale Größe aller in ihr enthaltenen Organismen reflektiert. Eine weitere Einschränkung der Untersuchung

dieser Variablen bezüglich der Größenstruktur ergibt sich aus dem Sachverhalt, daß aus technischen Gründen eine mehrmalige Filterpassage des Probenwassers ('top down - filtration') erforderlich war. Des weiteren dienten als Basisfilter für die pDNA - Bestimmung 0,2 μm Nuclepore - Filter, während für die Messung der anderen Biomassevariablen aus analytischen Gründen GF/F - Filter eingesetzt werden mußten, wodurch eine methodisch einheitliche Fraktionierung nicht möglich war. Die Filterstruktur der GF/F - Filter erlaubt keine exakte Definition der Porenweite (nominale Porenweite 0,7 μm), da jedoch Li et al. (1983) und Herbrand et al. (1985) zwischen GF/F - und 0,2 μm Nuclepore - Filtern keinen signifikanten bzw. nur geringe Unterschiede (6 %) feststellen konnten, sollen auch die Meßwerte des auf GF/F - Filtern filtrierten 1 μm - Filtrats der Größenklasse 0,2 - 1 μm zugeordnet werden.

Die folgende Interpretation der Fraktionierungsdaten soll wegen der oben genannten Einschränkungen weniger an der absoluten Skala erfolgen. Es scheint vielmehr ausreichend, die pelagialen Größenstrukturen tendenziell zu erfassen, um einen Aufschluß über mögliche ökologische Systemstrukturen zu erhalten.

Mit prozentualen Anteilen von 31,7 - 78,8 % aller ermittelten Biomassevariablen (Ausnahme: Chlorophyll *a* in 25 m Wassertiefe) kommt der Größenklasse 0,2 - < 1 μm die größte Bedeutung zu. Dieses gilt im besonderen Maße für die Proben aus 5 und 70 m Tiefe. In 25 m Wassertiefe erreicht in dieser Fraktion sowohl die pDNA als auch vor allem Chlorophyll *a* im Vergleich zu den anderen Variablen nicht so hohe Anteile, während beide Variablen in den Größenklassen ≥ 5 - < 20 μm und ≥ 20 μm mit zweistelligen Prozentanteilen vertreten sind. In dieser Tiefe ist die Hälfte der Chlorophyll *a* - Konzentration in der Fraktion ≥ 5 - < 20 μm anzutreffen. Die folgenden Größenklassen, die sich von ≥ 1 bis < 5 μm erstrecken, spielen nur im Oberflächenbereich der Wassersäule eine bedeutende Rolle, denn dieses Größenspektrum dürfte neben größeren Bakterienzellen vorwiegend mit Pikocyanobakterien und autotrophen Pikoflagellaten besetzt sein. Fraktionen ab ≥ 5 μm erlangen im mittleren und unteren Teil der Wassersäule eine größere Relevanz. Als überraschend erweist sich die Größenverteilung des POC und PON, die in jedem Tiefenhorizont ihren maximalen Anteil in der Größenklasse 0,2 - < 1 μm erreichen. Da ein Großteil des POC und PON nicht lebendes organisches Material (biogener Detritus) ausmacht, legen die Ergebnisse den Schluß *nahe*, daß biogene Detrituspartikel überwiegend im Bereich von unter einem Mikrometer vorkommen, wenn die Möglichkeit von mechanischen Filtrationsartefakten vor allem bei fragilen organischen Strukturen durch die 'top down - filtration' ausgeschlossen werden kann.

Der bereits oben angedeutete hohe prozentuale Anteil des pDNA - Gehaltes in den Größenfraktionen 0,2 - < 2 μm (Abb. 3.24) und 0,2 - < 1 μm (Abb. 3.25) an der Gesamt - pDNA - Konzentration wird durch die Korrelation mit der Gesamtbakterienzahl, die überwiegend diesen beiden Fraktionen zugeordnet werden *kann*, bestätigt (Abb. 3.26; Kapitel 3.6.). Aus der Bornholm- und Gotlandsee ergeben sich für diese Variablen die kalkulierten Regressionsgleichungen $y = 4,454x + 2,015$ ($r = 0,850$) bzw. $y = 6,096x + 1,326$ ($r = 0,901$). Sowohl die Korrelationskoeffizienten als auch die angeführten 95 %igen Konfidenzintervalle deuten auf eine große Abhängigkeit der pDNA - Konzentration von der Gesamtbakterienzahl hin. Die Regressionsgerade für

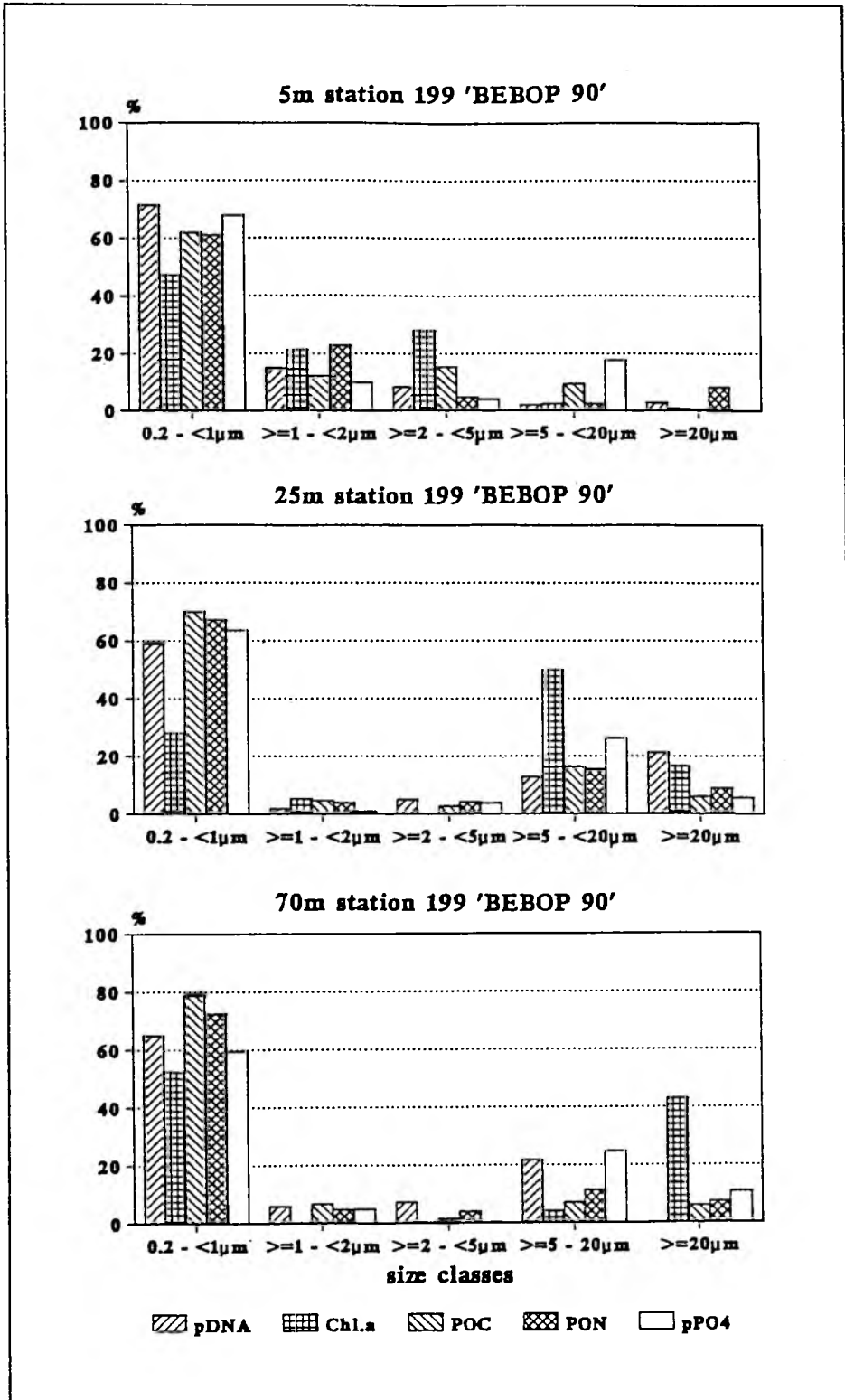


Abb. 3.25: Prozentuale Verteilung der pDNA -, Chlorophyll *a* -, POC -, PON - und partikulären Gesamtphosphat - Konzentration auf unterschiedliche Größenklassen in der Bornholmsee (Station 199) während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

die gesamte pDNA - TBN - Datenmatrix aus der mittleren Ostsee (nicht in der Abb. 3.26 dargestellt) läßt sich mit der Gleichung $y = 5,355x + 1,599$ ($r = 0,869$) beschreiben und bestätigt die für die Bornholm- und Gotlandsee vorgefundenen Beziehungen der pDNA - Konzentration zur Zellzahl der Bakterien.

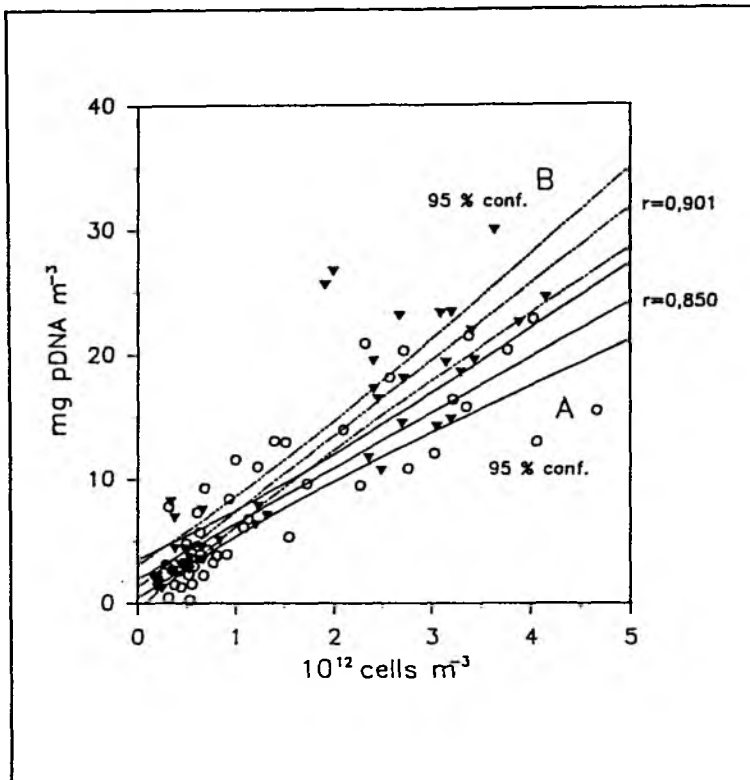


Abb. 3.26: Beziehung der pDNA - Konzentration (mg pDNA m^{-3}) zur Gesamtbakterienzahl (10^{12} Zellen m^{-3}) im Driftgebiet der Bornholmsee (A) und der Gotlandsee (B) während der Untersuchung 'BEBOP 90' (○ = Driftgebiet A; ▼ = Driftgebiet B).

Wie für die Kieler Förde und Kieler Bucht ergeben sich auch bei diesen Korrelationsversuchen hinsichtlich der Beziehung der pDNA - Konzentration zur bakteriellen Gesamtzellzahl positive Ordinatenabschnitte durch die Regressionsgeraden. Der dadurch angezeigte pDNA - Gehalt ($2,015$ bzw. $1,326 \text{ mg pDNA m}^{-3}$) ist dementsprechend neben dem beide Variablen betreffenden Fehlerbereich (siehe Kapitel 4.1.1.) auch anderen Organismengruppen und möglicherweise an Partikeln assoziierter pDNA zuzuordnen. Ebenfalls ein positiver Schnittpunkt der Ordinate resultiert aus einer Zusammenfassung sämtlicher aus der Bornholm- und Gotlandsee ermittelten Zellzahlen (Bakterien, Pikocyanobakterien, heterotrophe Nanoflagellaten und autotrophe Pikoflagellaten) sowie ihrer Korrelation mit den jeweiligen pDNA - Konzentrationen ($y = 5,153x + 1,616$; $r = 0,8776$).

3.3.5. Biologische Struktur des Pelagials

Die Bestimmung des Phytoplanktonkohlenstoffes konnte im Rahmen dieser Untersuchung nicht

durchgeführt werden. Um jedoch für die pelagiale Strukturanalyse eine Abschätzung der Biomasse des autotrophen Nano- und Mikroplanktons vornehmen zu können, erfolgte ihre Berechnung über ein angenommenes Kohlenstoff / Chlorophyll *a* - Verhältnis von 35. Dieser Faktor liegt im Bereich der ermittelten Kohlenstoff zu Chlorophyll *a* - Verhältnisse von Ryther & Yentsch (1957), Strickland (1960), Antia et al. (1963), Menzel & Ryther (1964), Ryther & Menzel (1965), Smetacek (1975), Banse (1977), Takahashi et al. (1985) und Deckers (1991). Entsprechend der in der Literatur angegebenen Extremwerte für das Verhältnis der autotrophen Biomasse zum Chlorophyll *a* - Gehalt ergibt sich für diesen Wert ein Fehlerbereich von im Mittel $\pm 50\%$. Die Fraktion 'Detritus / Zooplankton' stellt - wie in Kapitel 3.2.5. bereits beschrieben - eine künstliche Gruppierung dar. Ihre Biomasse wurde unter gleichen Gesichtspunkten ermittelt.

Da die integrierten Mittelwerte und ihre Standardabweichungen der analysierten Variablen für beide Untersuchungsgebiete mit Ausnahme der heterotrophen Nanoflagellatenbiomasse insgesamt eine hohe Übereinstimmung zeigen (Werte für 0 - 20 m sind in der Tabelle 3.4 dargestellt), wurden die Daten beider Driftexperimente für die sich anschließende Betrachtung zusammengefaßt. Die vertikale Einteilung des Wasserkörpers erfolgte, entsprechend den vorgefundenen hydrographischen Verhältnissen, in den Bereich der homogenen Deckschicht, der gleichzeitig die euphotische Zone repräsentiert (0 - 20 m), in den Horizont des Winterwassers von 20 m bis zum Beginn der Halokline (Bornholmsee: 60 m; Gotlandsee: 80 m) und in das salzreiche Tiefenwasser, beginnend mit der halinen Sprungschicht bis nahe dem Sediment.

Im Bereich der durchmischten Deckschicht wurden mit 353 mg C m^{-3} die höchsten integrierten und auf 1 m^3 bezogenen POC - Konzentrationen gemessen. Im Winterwasser reduziert sich der Gesamt - POC - Gehalt um etwas mehr als die Hälfte (146 mg C m^{-3}), während im Bereich des salzreichen Tiefenwassers mit 129 mg C m^{-3} nur noch eine geringfügige Verminderung der POC - Konzentration zu verzeichnen ist.

Der Hauptanteil des partikulären organischen Kohlenstoffes ist in der Fraktion 'Detritus / Zooplankton' festgelegt (Abb. 3.27), wobei tendenziell mit der Zunahme der Wassertiefe der relative Anteil dieser Gruppe beginnend von $52,4\%$ (0 - 20 m) über $83,5\%$ (Winterwasser) auf $87,6\%$ (salzreicher, bodennaher Wasserkörper) ansteigt. Der Fraktion 'Detritus / Zooplankton' entgegengesetzt verhalten sich alle weiteren Gruppierungen, die mit der Tiefe bezüglich ihrer absoluten und relativen Konzentration einen abnehmenden Gradienten aufweisen. Am deutlichsten erfolgt die Abnahme der Variablen in der Zone des Winterwassers, während zwischen Winterwasser und salzreichem, bodennahem Wasserkörper lediglich ein geringes Absinken der Werte zu verzeichnen ist.

Mit $82,0 \text{ mg C m}^{-3}$ bzw. $23,2\%$ kommt dem Phytoplankton in der homogenen Deckschicht ein signifikanter Anteil am Gesamt - POC - Pool zu. Im Winterwasser sinkt ihr relativer Beitrag am POC - Gehalt auf $1/4$ und ihr Biomasseanteil auf ca. $1/10$ der Oberflächenwerte ab. Innerhalb des Bereiches des bodennahen Wasserkörpers erreicht das Phytoplankton mit $5,8 \text{ mg C m}^{-3}$ bzw. $4,5\%$ den geringsten Anteil am partikulären organischen Kohlenstoffpool. In diesem Fall schließt jedoch die Biomasse des Phytoplanktons die des auto-

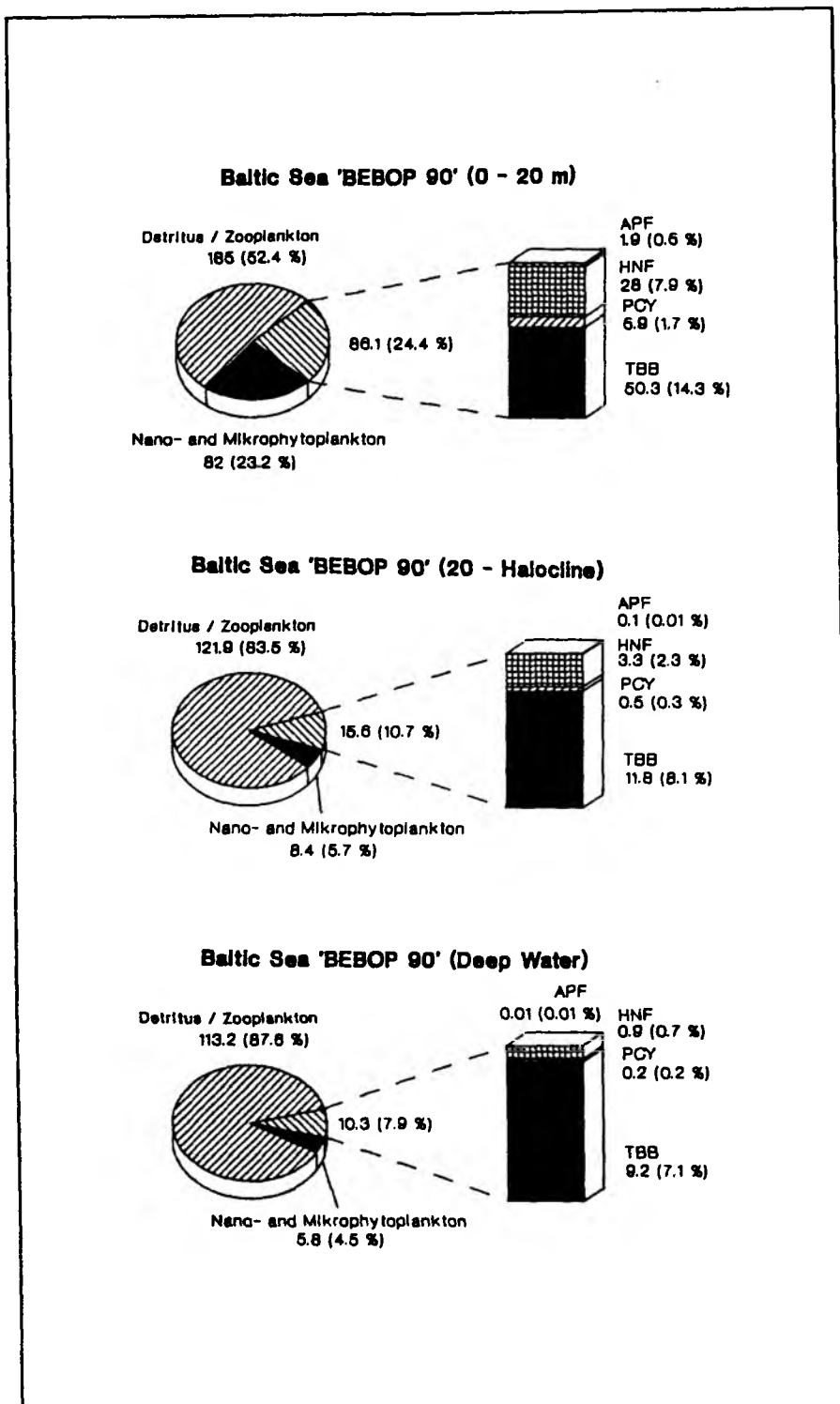


Abb. 3.27: Verteilung der Biomasse (mg C m⁻³) von Bakterien (TBB), Pikocyanobakterien (PCY), heterotrophen Nanoflagellaten (HNF), autotrophen Pikoflagellaten (APF), Nano- und Mikrophytoplankton, Mikrozooplankton und biogenem Detritus, integriert über die Wasserbereiche 0 - 20 m, 20 m - Halokline (Bornholmsee: 60 m; Gotlandsee: 80 m), Halokline - Sedimentnähe und relativiert auf 1 m³ in der Bornholm- und Gotlandsee während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

trophen Pikoplanktons ein, da die Berechnung des Phytoplanktonkohlenstoffes über den Chlorophyll *a* - Gehalt erfolgte.

Die Organismen der unteren Trophieebenen eines pelagischen Systems (Bakterien, Pikocyanobakterien, heterotrophe Nanoflagellaten, autotrophe Pikoflagellaten) erreichen innerhalb der drei Wasserkompartimente mit 24,4 (homogene Deckschicht), 10,7 (Winterwasserbereich) und 7,9 % (Zone des salzreichen, bodennahen Wassers) jeweils den zweithöchsten Anteil am Gesamt - POC. In allen drei Fällen werden diese, zu einer Fraktion zusammengefaßten Organismen dominiert durch die Biomasse der Bakterien, deren Anteil am POC 7,1 - 14,3 % beträgt. Neben der Bakterienbiomasse ist auch für die Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten ein relativ hoher Anteil am POC - 'standing stock' (0,7 - 7,9 %) zu verzeichnen, wobei ebenso wie für alle anderen Organismengruppen in dieser Fraktion Maximalwerte stets in der durchmischten Deckschicht ermittelt wurden. Mit Ausnahme der Pikocyanobakterienbiomasse im Oberflächenbereich der Wassersäule (5,9 mg C m⁻³ bzw. 1,7 % am Gesamt - POC - Gehalt) spielen die Biomasseanteile sowohl der Pikocyanobakterien als auch der autotrophen Pikoflagellaten mit Anteilen unterhalb eines Prozentpunktes am im System vorhandenen POC eine eher untergeordnete Rolle.

Die durch autotrophe Prozesse gebildeten biogenen Partikel (= Netto - Primärproduktion; Datenbasis: Scharenberg, 1991) erreichen, hochgerechnet auf einen 12 - Stunden - Lichttag mit der Annahme einer 10 %igen Respirationsrate (Stienen, pers. Mitteilung), in der homogenen Deckschicht 56,8 mg C m⁻³ d⁻¹ respektive 16,1 % der vorhandenen POC - Konzentration. Innerhalb des Winterwasserbereiches wurden nur noch 0,2 mg C m⁻³ d⁻¹ in partikuläre organische Substanz festgelegt, was einem prozentualen Anteil am Gesamt - POC von 0,2 % entspricht. Die integrierte und auf 1 m³ relativierte mikrobielle Netto - Sekundärproduktion innerhalb der homogenen Deckschicht ergibt 24,9 mg C m⁻³ d⁻¹, während unterhalb der euphotischen Zone nur noch 4,0 (Winterwasser) bzw. 2,1 mg C m⁻³ d⁻¹ (salzreicher, bodennaher Wasserkörper) nachgewiesen werden konnten. Dementsprechend würde die sekundäre Bildung biogener Partikel, bezogen auf den jeweiligen Gesamt - POC - Gehalt und ausgehend von der Wasseroberfläche, prozentuale Anteile von 7,1, 2,8 bzw. 1,6 % erreichen. Die primär und sekundär gebildeten Partikel dürfen jedoch nicht als Nettozuwachs des Gesamt - POC - Pools gewertet werden, da sie innerhalb des Nahrungsnetzes mannigfaltigen Konvertierungsprozessen wie Ingestions-, Assimilations- und Respirations- sowie Sedimentationsvorgängen unterliegen.

3.4. Untersuchungen im Zingster Strom und in den Wassereinschlüssen

Im folgenden sollen für die Experimentalansätze des Probenwassers aus dem Zingster Strom in den Polyethylensäcken die Begriffe Kompartiment A (= unangereichertes Probenwasser aus dem Zingster Strom vom 06. Juni 1990) und Kompartiment B (= zweimalig angereichertes Probenwasser aus dem Zingster Strom vom 06. Juni 1990) verwendet werden. Die Messung der Netto - Primärproduktion (U. Schiewer) und der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion (K. Gocke) erfolgte nur für die Kompartimente A und B, während alle übrigen Variablen (s.u.) sowohl aus den Kompartimenten als auch aus dem Zingster Strom bestimmt wurden.

3.4.1. Hydrographie und Nährsalze

Die Daten des Salzgehaltes und der anorganischen Nährsalze wurden von der Arbeitsgruppe der Universität Rostock gesammelt und werden an anderer Stelle veröffentlicht. Deshalb soll in dieser Arbeit nur deskriptiv auf die physikochemischen Verhältnisse der untersuchten Wasserkörper eingegangen werden.

Während des gesamten Untersuchungszeitraumes wurde für den Zingster Strom ein Salzgehalt von $7,6 \cdot 10^{-3}$ ermittelt, wohingegen in den Wassereinschlüssen eine Salinität von $8,2 \cdot 10^{-3}$ (Kompartiment A) bzw. $8,3 \cdot 10^{-3}$ (Kompartiment B) gemessen wurde.

Eine einmalige Messung der anorganischen Nährsalze zum Ende der Untersuchung im Zingster Strom ergab mit $5,3 \mu\text{M NO}_2 \text{ dm}^{-3}$, $3,2 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$ und $2,2 \mu\text{M NH}_4 \text{ dm}^{-3}$ relativ hohe Konzentrationswerte für stickstoffhaltige Nährsalze. Der Gehalt an gelöstem Orthophosphat betrug lediglich $0,6 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$. Die Verhältnisse in den Kompartimenten A und B unterscheiden sich von der Nährstoffsituation des Zingster Stromes. Während sich im Kompartiment A die Konzentration des gelösten Orthophosphates und mit einer Ausnahme auch die Ammoniumkonzentration ziemlich konstant um $0,6 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ bzw. $1,2 \mu\text{M NH}_4 \text{ dm}^{-3}$ bewegte, erfolgte für NO_2 und gegen Ende der Untersuchungen auch für NO_3 ein Anstieg der Werte ($0,8 - 5,5 \mu\text{M NO}_2 \text{ dm}^{-3}$ respektive $0,7 - 2,7 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$).

Vor Beginn der Untersuchungen wurde im Kompartiment B zweimalig eine Anreicherung des Wasserkörpers mit $100 \mu\text{M Natriumnitrat (NaNO}_3) \text{ dm}^{-3}$ und $10 \mu\text{M Kaliumdihydrogenphosphat (KH}_2\text{PO}_4) \text{ dm}^{-3}$ vorgenommen. Während nach der ersten Anreicherung (06. Juni) über 5 Tage ein hohes Nitratsignal von 109,7 absinkend auf $66,2 \mu\text{M dm}^{-3}$ verfolgt werden konnte, wurden am 6. Tag, dem Vortag des Experimentbeginnes, nur noch $3,2 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$ gemessen. Nach der ersten Phosphatanreicherung (ebenfalls am 06. Juni) wurden am selben Tag $8 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ im Kompartiment B wiedergefunden. Im weiteren Verlauf nahm die Phosphatkonzentration zunächst deutlich bis zum 08. Juni auf $1,0 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ ab und sank danach nur noch geringfügig bis zum 12. Juni auf $0,8 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$. Eine zweite Anreicherung mit KH_2PO_4

($2,0 \mu\text{M dm}^{-3}$) am 12. Juni steigerte den Phosphatgehalt nur um 0,2 auf $1,0 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$. Die während der Untersuchung vorgefundene Nährstoffsituation entspricht den Konzentrationswerten, die im Kompartiment A gemessen wurden. Dementsprechend zeigen auch hier die Konzentrationen an gelöstem Orthophosphat und Ammonium mit Werten um $0,8 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ bzw. von 1,5 bis $2,0 \mu\text{M NH}_4 \text{ dm}^{-3}$ ein eher konservatives Verhalten. Im gleichen Zeitraum (24 Stunden) stiegen die Nitritkonzentrationen von 0,4 auf $7,7 \mu\text{M NO}_2 \text{ dm}^{-3}$ und die Nitratwerte von 0,6 auf $2,9 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$ an.

3.4.2. Planktologische und mikrobiologische Bestandsvariablen

Im Tagesgang weist der Verlauf der POC - und PON - Konzentrationen weder im Zingster Strom noch in den Kompartimenten A und B eine ausgeprägte Tagesrhythmik auf (Abb. 3.28). Die größten Fluktuationen im POC - und PON - Gehalt lassen sich mit einer maximalen Konzentrationsdifferenz von $9,8 \text{ g C m}^{-3}$ bzw. $2,3 \text{ g N m}^{-3}$ für das Kompartiment B feststellen. Geringere Schwankungen treten mit $7,7 \text{ g C m}^{-3}$ respektive $1,1 \text{ g N m}^{-3}$ im Kompartiment A auf, während im Zingster Strom für den POC - und PON - Gehalt lediglich eine Differenz zwischen Maximal- und Minimalwert von $3,8 \text{ g C m}^{-3}$ bzw. $0,4 \text{ g N m}^{-3}$ errechnet wurde.

Bezogen auf die mittlere POC - Konzentration findet sich mit $23,6 (\pm 3,1) \text{ g C m}^{-3}$ der höchste POC - Gehalt im Kompartiment B, wohingegen im Kompartiment A und im Zingster Strom eine mittlere POC - Konzentration von $19,3 (\pm 2,2)$ bzw. $20,2 (\pm 1,1) \text{ g C m}^{-3}$ ermittelt wurde. Ein ähnliches Bild ergibt sich für den mittleren PON - Gehalt der Wasserproben, der für das Kompartiment B $2,2 (\pm 0,6) \text{ g N m}^{-3}$, für das Kompartiment A $1,5 (\pm 0,3) \text{ g N m}^{-3}$ und für den Zingster Strom $1,5 (\pm 0,1) \text{ g N m}^{-3}$ beträgt. Somit ist im Vergleich zum Kompartiment A und zum Zingster Strom im Kompartiment B eine um etwa 47 % höhere PON - Konzentration vorhanden, während die Erhöhung des POC - Gehaltes in diesem Kompartiment nur zirka 25 % beträgt. Dieses spiegelt sich auch in den mittleren atomaren C/N - Verhältnissen wider, die sich für das Kompartiment B auf $13,2 (\pm 2,9)$, für das Kompartiment A auf $15,4 (\pm 1,5)$ und für den Zingster Strom auf $15,5 (\pm 1,6)$ belaufen. Insgesamt wurden im Kompartiment A Extremwerte für das atomare C/N - Verhältnis von 12,8 - 17,1 und im Zingster Strom von 13,2 - 18,6 berechnet (Abb. 3.16). Im Kompartiment B unterliegt diese Variable mit einem Bereich von 8,9 bis 19,2 wiederum den höchsten Schwankungen.

Die zeitliche Verteilung der Chlorophyll a - Konzentration, die als Indikator für die autotrophe Biomasse dienen soll, ist in der Abbildung 3.29 widergegeben. Für den gesamten Untersuchungszeitraum von 24 Stunden ergeben sich im Chlorophyll a - Gehalt keine signifikanten Fluktuationen. Während sich einerseits in den beiden Kompartimenten und im Zingster Strom die POC - Konzentrationen nicht stark voneinander unterscheiden, zeigen die Ergebnisse der Chlorophyll a - Messungen andererseits große Unterschiede. Die höchsten Chlorophyll a - Konzentrationen wurden mit im Mittel $189,5 (\pm 9,3) \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ für das Kompartiment B ermittelt. Im Zingster Strom findet sich mit $124,8 (\pm 6,2) \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ ein um 34 % geringerer Chlorophyll a - Gehalt und im Kompartiment A erreicht die Konzentration des Chlorophyll a mit $80,7 (\pm 5,1) \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ die niedrigsten Werte.

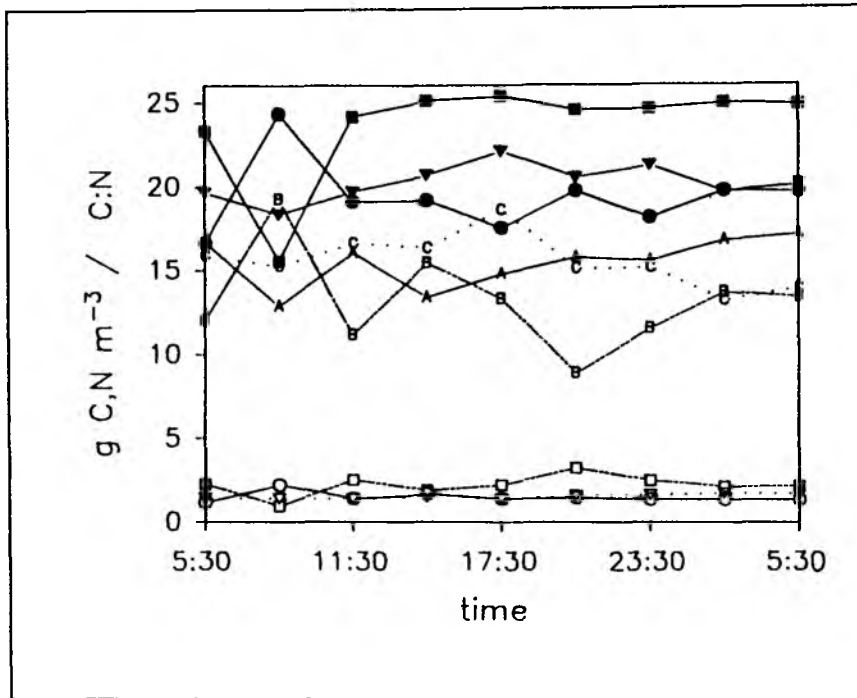


Abb. 3. 28: Tagesgang des POC - Gehaltes (Kompartiment A = ● , Kompartiment B = ■ , Zingster Strom = ▼), des PON - Gehaltes (Kompartiment A = ○ , Kompartiment B = □ , Zingster Strom = ▽) und des C/N - Verhältnisses (Kompartiment A = A, Kompartiment B = B, Zingster Strom = C) während der Untersuchung 'RoKi 90'.

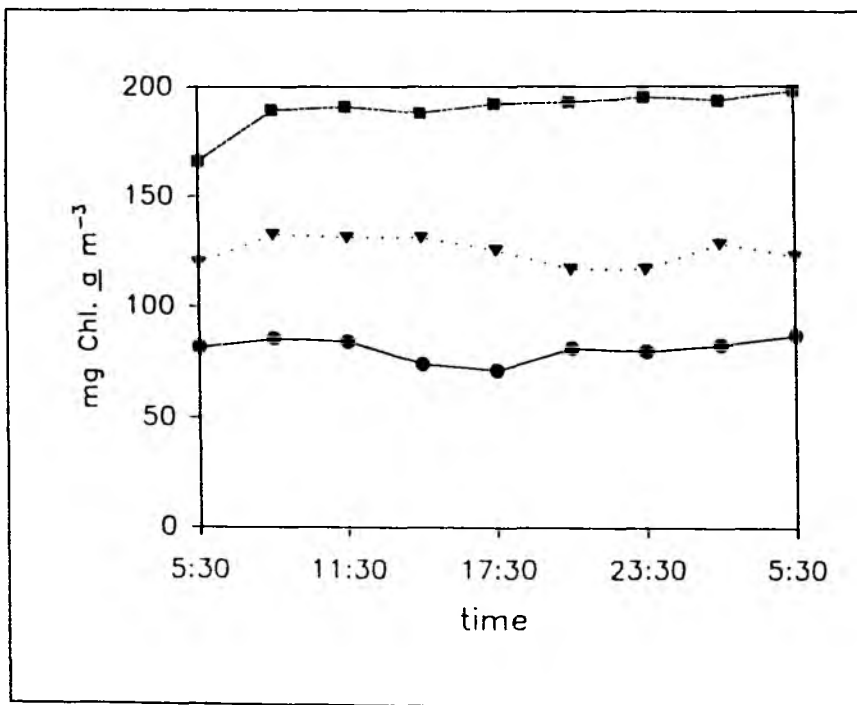


Abb. 3. 29: Tagesgang des Chlorophyll *a* - Gehaltes (Kompartiment A = ● , Kompartiment B = ■ , Zingster Strom = ▼) während der Untersuchung 'RoKi 90'.

Der Tagesgang der Pikocyanobakterienzahl und -biomasse zeigt für alle untersuchten Wasserkörper einen mehr oder weniger ausgeprägten Verlauf, der jedoch in keinem Fall eine Tagesrhythmik erkennen läßt (Abb. 3.30). Die geringste Pikocyanobakterienbiomasse ist im Kompartiment A anzutreffen und erreicht maximal $11,3 \text{ mg C m}^{-3}$, während der Minimalwert $1,2 \text{ mg C m}^{-3}$ beträgt. Für das Kompartiment B und den Zingster Strom resultiert mit 29,6 bzw. $27,6 \text{ mg C m}^{-3}$ im Mittel eine annähernd gleich hohe Biomasse, jedoch weist die Pikocyanobakterienbiomasse im Zingster Strom mit 7,0 bis $85,3 \text{ mg C m}^{-3}$ im Vergleich zum Kompartiment B ($17,4 - 47,0 \text{ mg C m}^{-3}$) die höhere Variabilität im Tagesverlauf auf.

Die zeitliche Verteilung der Pikocyanobakterienabundanz verhält sich, bedingt durch eine z. T. hohe Variabilität der ermittelten Zellvolumina, größtenteils asynchron zum Verlauf der korrespondierenden Pikocyanobakterienbiomasse. Während im Kompartiment A noch eine relativ enge Beziehung zwischen Zellzahl und Biomasse zu erkennen ist, ergibt sich für das Kompartiment B besonders zwischen 17:30 und 23:30 Uhr aufgrund der größeren Zellvolumina (mittleres Zellvolumen $1,05$ bzw. $2,80 \mu\text{m}^3$) eine signifikante Erhöhung der Biomasse. Die größte Heterogenität bezüglich der Abundanz und mittleren Zellvolumina (Bereich: $0,53 - 3,80 \mu\text{m}^3$) spiegeln die Daten des Zingster Stromes wider. Insgesamt wurden für das Kompartiment A $10,5$ bis $63,2 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$, für das Kompartiment B $67,4$ bis $129,5 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ und für den Zingster Strom $63,2$ bis $379,3 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ ermittelt.

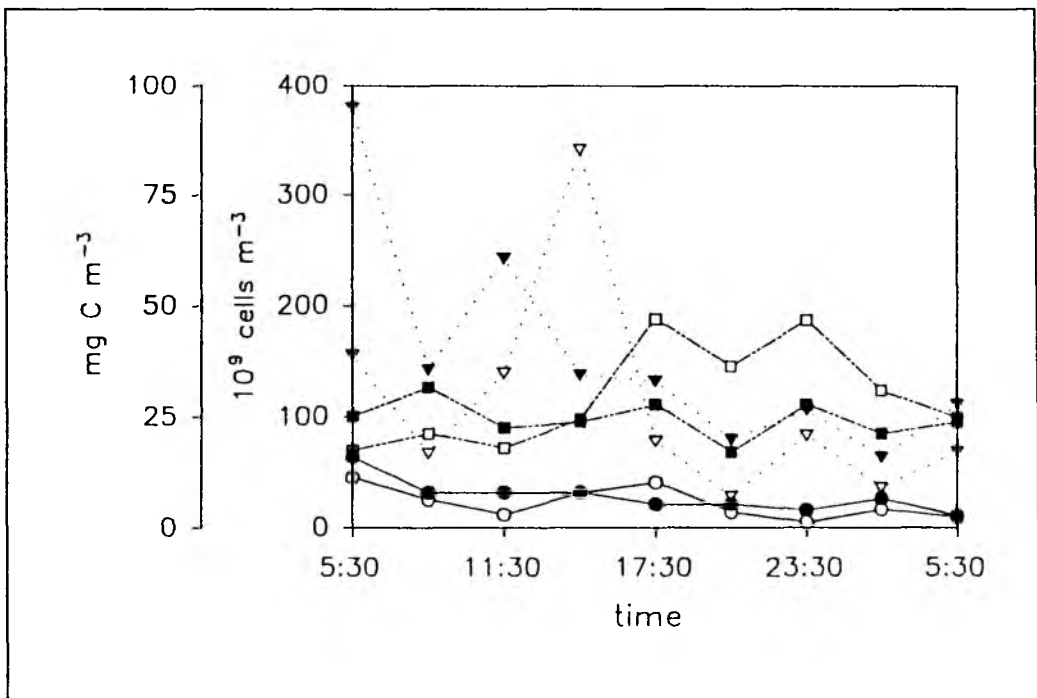


Abb. 3.30: Tagesgang der Pikocyanobakterienabundanz (Kompartiment A = ●, Kompartiment B = ■, Zingster Strom = ▼) und der Pikocyanobakterienbiomasse (Kompartiment A = ○, Kompartiment B = □, Zingster Strom = ▽) während der Untersuchung 'RoKi 90'.

Ebenso wie für Abundanz und Biomasse der Pikocyanobakterien läßt sich für die Anzahl der

heterotrophen Nanoflagellaten und ihre Biomasse im Tagesgang eine deutliche Variabilität der ermittelten Werte erkennen (Abb. 3. 31). Eine tagesrhythmisch ausgeprägte Dynamik ist auch für diese Variablen nicht zu erkennen. Die geringste Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten wurde für den Zingster Strom ermittelt (Mittelwert: $87,6 \pm 55,7 \text{ mg C m}^{-3}$). Eine um das Vier- bis Fünffache höhere Biomasse wurde für die Kompartimente A und B bestimmt. Die Mittelwerte der Biomasse für beide Kompartimente liegen mit $401,3 \pm 268,7 \text{ mg C m}^{-3}$ (A) und $502,6 \pm 326,4 \text{ mg C m}^{-3}$ (B) nahe beieinander.

Der Tagesgang der Abundanz der heterotrophen Nanoflagellaten reflektiert nicht den Verlauf ihrer Biomasse (Abb. 3.31). Insgesamt weisen die Zellzahlen eine geringere Variabilität als die dazu korrespondierende Biomasse auf. Die niedrigsten Zellzahlen wurden im Mittel mit $14,7 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ aus dem Zingster Strom ermittelt. Sowohl für das Kompartiment A als auch für das Kompartiment B wurde mit $34,6$ bzw. $32,7 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ im Vergleich zum Zingster Strom annähernd die doppelte Zellzahl bestimmt.

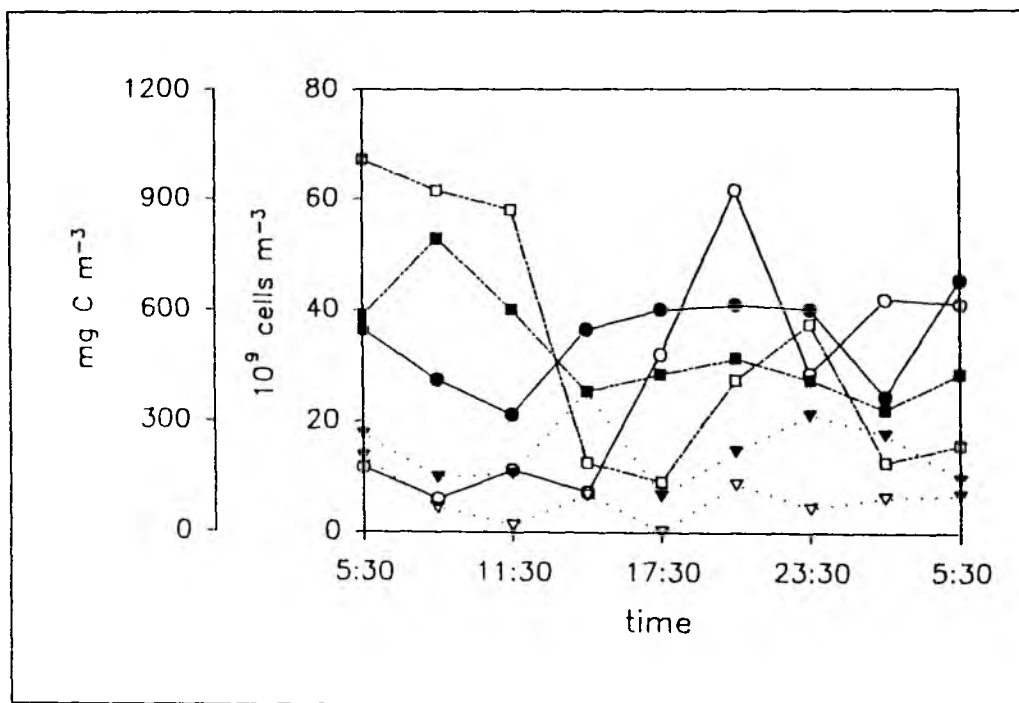


Abb. 3. 31: Tagesgang der heterotrophen Nanoflagellatenabundanz (Kompartiment A = ● , Kompartiment B = ■ , Zingster Strom = ▼) und der heterotrophen Nanoflagellatenbiomasse (Kompartiment A = ○ , Kompartiment B = □ , Zingster Strom = ▽) während der Untersuchung 'RoKi 90'.

Der Verlauf der Gesamtbakterienzahl und -biomasse im Tagesgang ist in der Abbildung 3. 32 dargestellt. Im Gegensatz zu den bisher vorgestellten Ergebnissen ergeben sich zwischen den Kompartimenten und dem Zingster Strom sowohl in der Abundanz als auch in der Biomasse nur geringe Unterschiede. In der Reihenfolge Kompartiment A, Kompartiment B und Zingster Strom erreichen die Zellzahlen im Mittel $24,8$, $27,1$ und $28,8 \cdot 10^{12} \text{ Zellen m}^{-3}$, wobei für die entsprechende Bakterienbiomasse, arithmetisch gemittelt, Werte von $693,8$, $730,7$ und $749,1 \text{ g C m}^{-3}$ errechnet wurden. Die Variabilität der Einzelwerte, ausgedrückt durch ihre

prozentuale Standardabweichung vom Mittelwert, erstreckt sich für die Biomasse von 7,3 (Kompartiment B) über 18,6 (Kompartiment A) bis 20,5 % (Zingster Strom), während die Zellabundanz in der gleichen Reihenfolge eine Standardabweichung der Werte von 10,5, 12,1 und 16,1 % aufweisen.

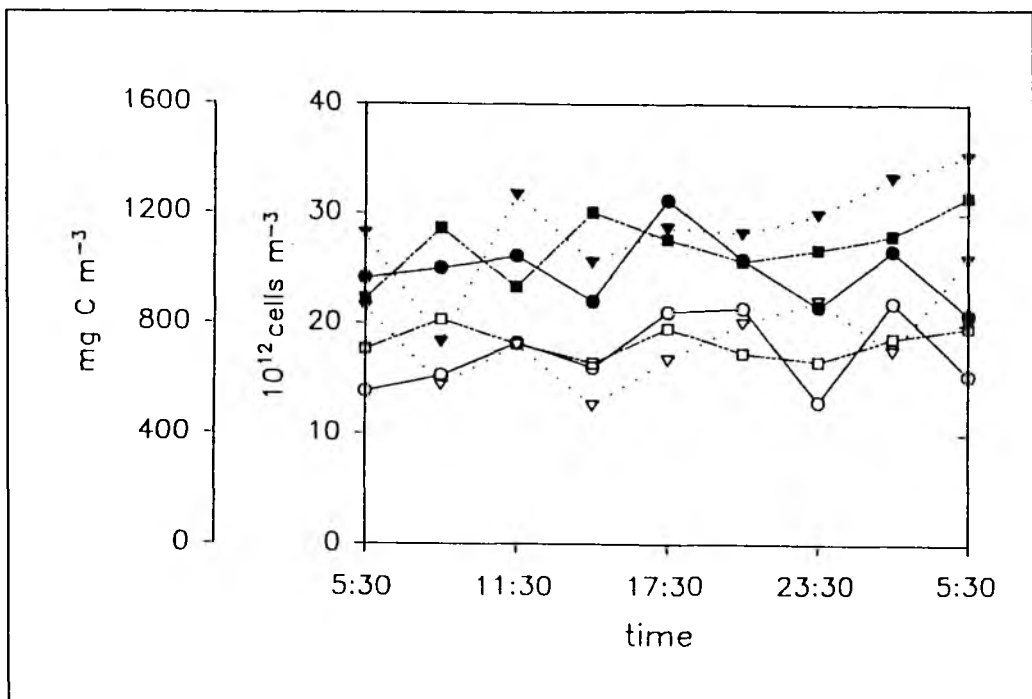


Abb. 3. 32: Tagesgang der Gesamtbakterienabundanz (Kompartiment A = ●, Kompartiment B = ■, Zingster Strom = ▼) und der Gesamtbakterienbiomasse (Kompartiment A = ○, Kompartiment B = □, Zingster Strom = ▽) während der Untersuchung 'RoKi 90'.

Auch aus diesen mikrobiologischen Variablen läßt sich keine ausgeprägte Tagesperiodik ableiten. Insgesamt weisen die Einzelwerte eher eine ungerichtete Oszillation um ihre Gesamtmittelwerte auf. Eine Analyse der mittleren Bakterienzellvolumina für jede Probenahme (Daten nicht aufgeführt) läßt ebenfalls keinen Rückschluß auf einen Tagesrhythmus, der die Zellgröße der Bakterien betrifft, zu.

3.4.3. Produktivität des Phyto- und Bakterioplanktons

Die Gesamt - Netto - Primärproduktion als auch die Netto - Primärproduktion der Fraktion $< 3 \mu\text{m}$ und $< 0,01 \mu\text{m}$ (Exsudate) in den Kompartimenten A und B (Daten von U. Schiewer) zeigen bis auf die Exsudationsrate einen qualitativ identischen Tagesgang auf (Abb. 3. 33). Die höchsten Netto - Primärproduktionsraten in den einzelnen Fraktionen wurden für das Kompartiment B gemessen, während die Produktivität aus dem Kompartiment A im Mittel nur 2/7 (Gesamt - Netto - Primärproduktion), 2/5 (Netto - Primärproduktion $< 3 \mu\text{m}$) bzw. 2/7 (Exsudationsrate) erreicht. Maximalwerte für alle Größenklassen finden sich für beide Kompartimente um 14:00 Uhr, die Minimalwerte wurden jeweils am Ende der 24stündigen Untersuchung ermittelt.

Der Bereich der Gesamt - Netto - Primärproduktion des Kompartimentes A erstreckt sich von 43,2 bis 178,6 $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$. Die korrespondierenden Werte für das Kompartiment B liegen zwischen 120,1 und 615,3 $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$. Im Kompartiment A entfallen ca. 45 % der Netto - Primärproduktion auf die Fraktion $< 3 \mu\text{m}$, während im Kompartiment B diese Größenklasse nur zu 30 % an der Gesamt - Netto - Primärproduktion beteiligt ist. Die höchsten absoluten Konzentrationen der Exsudate wurden für das Kompartiment B (6,5 - 28,7 $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$) ermittelt, während im Kompartiment A nur 0,0 - 6,9 $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$ gemessen werden konnten. Bezogen auf die Gesamt - Netto - Primärproduktion existiert jedoch zwischen den Kompartimenten hinsichtlich der relativen Exsudationsrate mit einem prozentualen Anteil von 4,5 % (Kompartiment A) bzw. 4,9 % (Kompartiment B) nur ein geringfügiger Unterschied.

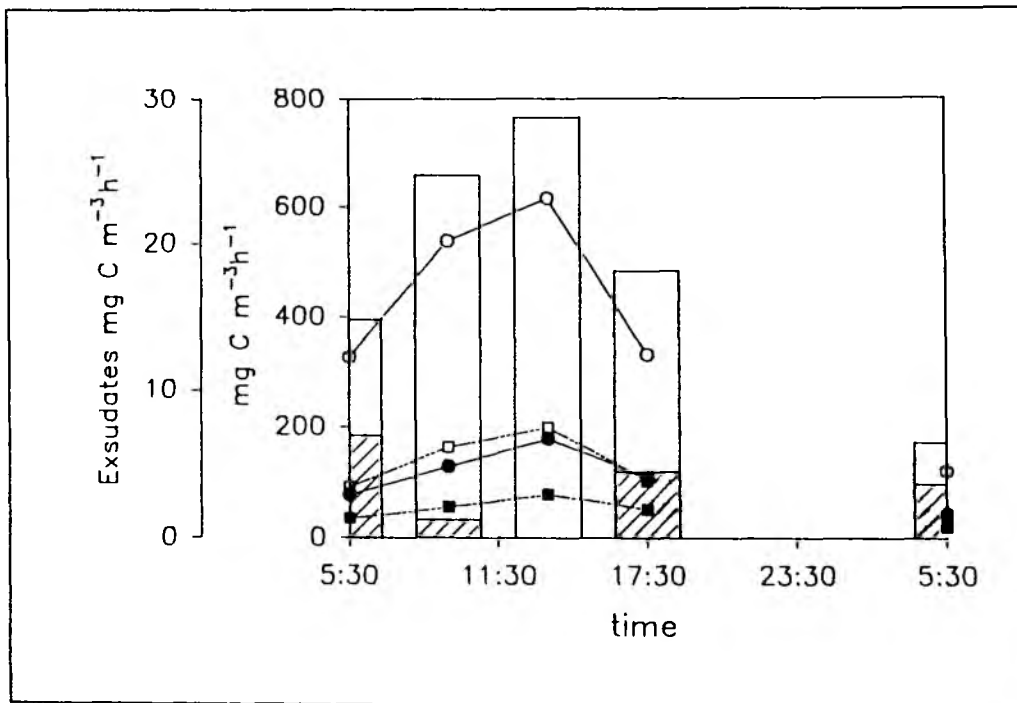


Abb. 3. 33: Tagesgang der Gesamt - Netto - Primärproduktion in $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$ (Kompartiment A = ● , Kompartiment B = ○), der Netto - Primärproduktion der Fraktion $< 3 \mu\text{m}$ (Kompartiment A = ■ , Kompartiment B = □) und der Exsudationsrate (Kompartiment A = gestreifter Balken, Kompartiment B = nicht kumulativ aufgetragener ungestreifter Balken) während der Untersuchung 'RoKi 90', gemessen von U. Schiewer.

Der Tagesgang der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion zeigt im Verlauf der Untersuchung, wie bereits für die anderen Variablen dargestellt, ebenfalls keine deutlichen tageszyklischen Veränderungen (Abb. 3. 34). Die Heterogenität der Einzelwerte, definiert durch die Standardabweichung, erreicht im Kompartiment A $\pm 34,2 \%$ und im Kompartiment B $\pm 19,6 \%$. Insgesamt wurde für das Kompartiment A eine bakterielle Netto - Sekundärproduktion von 94,2 - 335,2 (Mittelwert = $198,2 \pm 71,9$) $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ bestimmt, während im Kompartiment B mit 263,3 - 514,8 (Mittelwert = $416,7 \pm 86,5$) $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ im Mittel etwas mehr als das Doppelte gemessen wurde.

Die aus den Daten errechneten bakteriellen P/B - Verhältnisse (mikrobielle Netto - Sekundärproduktion / bakteriellen Biomasse) des Kompartimentes B weisen im Vergleich zum Kompartiment A eine im Durchschnitt annähernd um den Faktor 2 höhere Produktion pro vorhandener Biomasse auf. Entsprechend den mittleren vorgefundenen Produktions- zu Biomasseverhältnissen (Kompartiment A = $0,28 \pm 0,07$; Kompartiment B = $0,57 \pm 0,09$) ergibt sich für das Kompartiment A eine Verdopplung der mikrobiellen Biomasse innerhalb von 3,5 Tagen, während im Kompartiment B lediglich 1,8 Tage benötigt wurden.

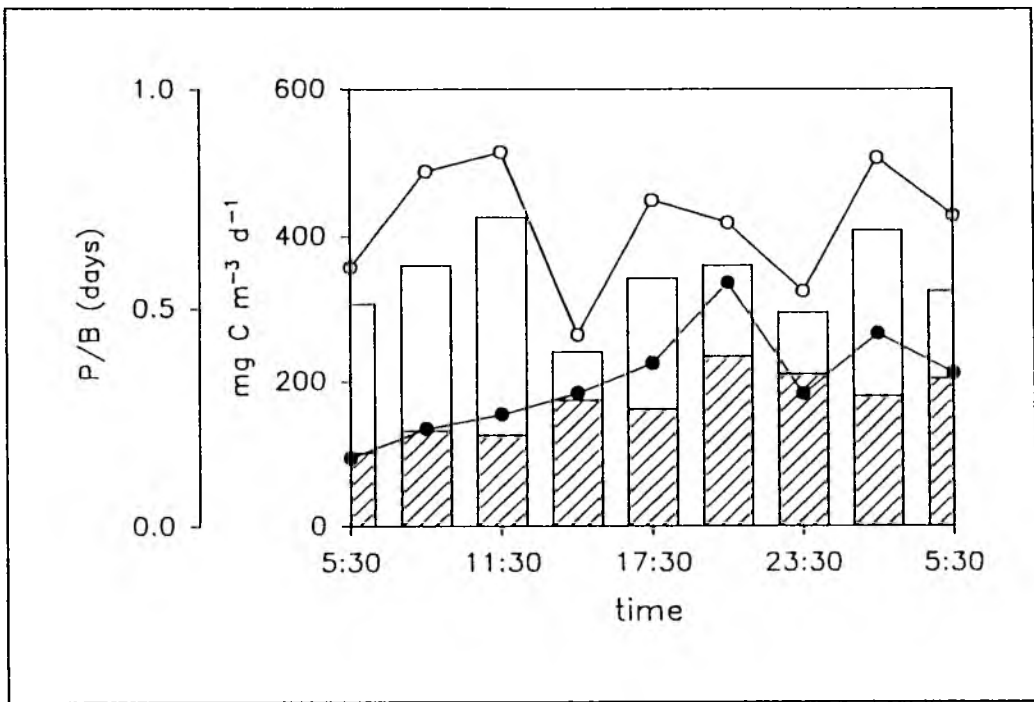


Abb. 3. 34: Tagesgang der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion in $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (Kompartiment A = ● , Kompartiment B = ○) und des P/B - Verhältnisses (Kompartiment A = gestreifter Balken, Kompartiment B = nicht kumulativ aufgetragener, ungestreifter Balken) während der Untersuchung 'RoKi 90', gemessen von Gocke.

3.4.4. pDNA - Messungen

Auch der Verlauf der pDNA - Konzentration im Tagesgang läßt sich nicht im Sinne einer tagesrhythmischen Oszillation interpretieren. Mit einer prozentualen Standardabweichung von 7,2 (Zingster Strom) über 10,1 (Kompartiment A) bis 13,2 % (Kompartiment B) über den gesamten Untersuchungszeitraum unterliegen die Einzelwerte des pDNA - Gehaltes nur geringen Schwankungen (Abb. 3. 35). Die ermittelten pDNA - Konzentrationen für das Kompartiment A und den Zingster Strom liegen mit durchschnittlich 198,3 bzw. 171,2 mg pDNA m^{-3} relativ nahe beieinander. Eine um ca. 1,5fache höhere Konzentration konnte mit 279,6 mg pDNA m^{-3} für das Kompartiment B gemessen werden.

Eine sehr hohe Variabilität ergibt sich im Tagesgang der pDNA - Fraktion $< 0,6 \mu\text{m}$, die nur für den

Zingster Strom ermittelt wurde. Die Verteilung dieser Variablen korreliert nicht mit dem Verlauf der Gesamt - pDNA - Konzentration. Unabhängig vom Gesamt - pDNA - Gehalt existieren mit 107,7 bzw. 103,7 mg pDNA m⁻³ 2 Maxima um 11:30 bzw. 2:30 Uhr. Die geringste pDNA - Konzentration der Fraktion < 0,6 µm wurde für die Probe von 17:30 Uhr gemessen. Ebenso wie die Konzentration der < 0,6 µm - Fraktion fluktuiert ihr prozentualer Anteil am Gesamt - pDNA - Gehalt. Mit 3,6 % kann für 17:30 Uhr das geringste Kontingent dieser Fraktion am Gesamt - pDNA - Gehalt festgestellt werden, während der größte Anteil für 11:30 bzw. 2:30 Uhr mit 61,5 bzw. 61,7 % ermittelt wurde.

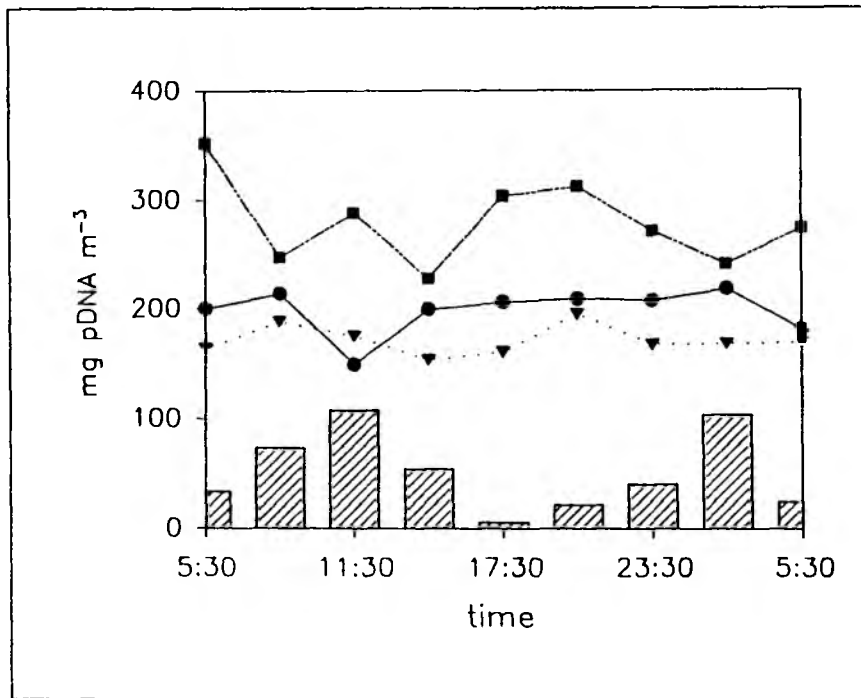


Abb. 3. 35: Tagesgang der pDNA - Konzentration in mg pDNA m⁻³ (Kompartiment A = ●, Kompartiment B = ■, Zingster Strom = ▼) und der pDNA - Fraktion < 0,6 µm im Zingster Strom (gestreifter Balken) während der Untersuchung 'RoKl 90'.

Die bereits für den Zingster Strom dargestellten Fluktuationen der pDNA - Fraktion < 0,6 µm spiegeln sich auch im Fraktionierungsexperiment, das für das Kompartiment A durchgeführt wurde (Abb. 3. 36), wider. Am 1. Untersuchungstag (12. Juni 1990) konnten die höchsten pDNA - Anteile mit 48,6 und 29,3 % für die Größenklassen 1 - 2 µm sowie 2 - 3 µm nachgewiesen werden. Die Größenklassen 0,2 - 0,6 µm und 0,6 - 1 µm besitzen mit 3,3 bzw. 0,8 % lediglich einen äußerst geringen Anteil an der Gesamt - pDNA - Konzentration. Mit Einzelwerten von 1,3 bis 7,3 % am Gesamt - pDNA - Gehalt machen die Größenklassen oberhalb von 3 µm insgesamt 18,3 % aus.

Für das am 15. Juni 1990 durchgeführte Fraktionierungsexperiment im Kompartiment A ergibt sich für die Verteilung des pDNA - Gehaltes in den einzelnen Größenklassen eine andere Situation. Die höchsten prozentualen pDNA - Anteile finden sich mit 47,5 und 17,6 % in den Größenklassen 0,2 - 0,6 µm bzw. 0,6 - 1

μm . Bis auf die Fraktion 3 - 5 μm , die noch einen pDNA - Anteil von 17 % erreicht, besitzen alle weiteren Größenklassen lediglich ein prozentuales pDNA - Kontingent von 0,6 - 5,3 % an der Gesamt - pDNA - Konzentration.

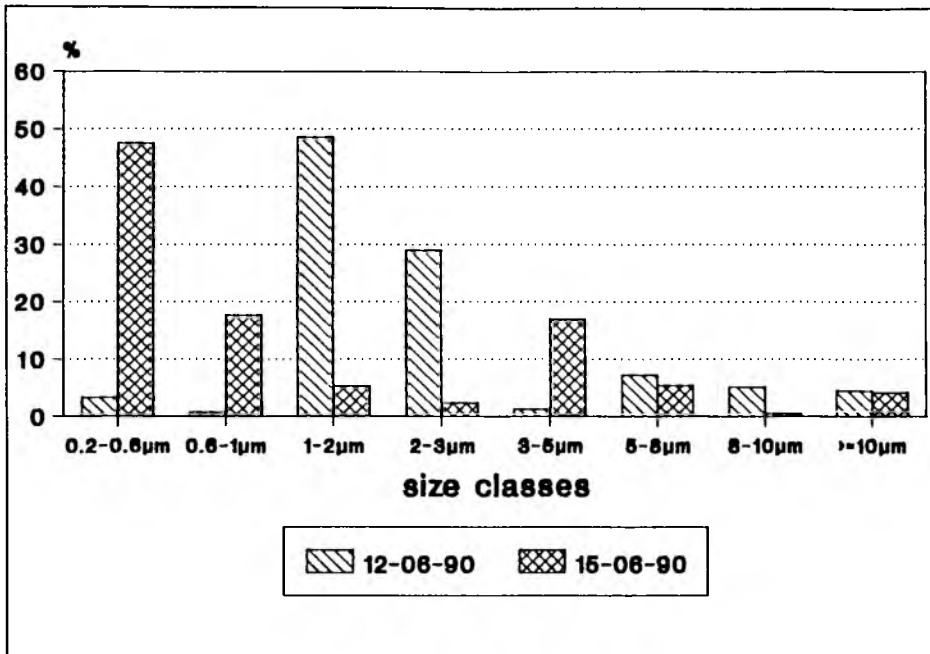


Abb. 3. 36: Prozentuale Verteilung der pDNA - Konzentration auf unterschiedliche Größenklassen im Kompartiment A während der Untersuchung 'RoKi 90' am 12.06.90 und 15.06.90.

Die Prüfung der funktionalen Abhängigkeit der pDNA - Konzentration von der Gesamtbakterienzahl in den Kompartimenten und im Zingster Strom mittels der Regressionsanalyse ist aufgrund der geringen Länge der Meßbereiche (vergl. Abb. 3.37) nicht sinnvoll, da sie bei gleichen Streuungsverhältnissen innerhalb kurzer Meßbereiche geringere Korrelationskoeffizienten (in diesem Fall: $r = 0,13 - 0,72$) liefert (Sachs, 1988). Auch die Verteilung der Datenpunkte, die prinzipiell (bis auf eine Ausnahme für das Kompartiment A und den Zingster Strom) in ihrer Anordnung bezüglich der Wasserkörperzugehörigkeit unterschieden werden können, weist im Gesamteindruck keine kausale Abhängigkeit beider Variablen voneinander auf.

3.4.5. Biologische Struktur der untersuchten Kompartimente

Die Bestimmung der Zellzahl und des Zellkohlenstoffes des Nano- und Mikrophytoplanktons wurde im Rahmen dieser Untersuchungen nicht durchgeführt. Um dennoch eine Abschätzung des Phytoplanktonkohlenstoffes vornehmen zu können, wurde ein Kohlenstoff / Chlorophyll a - Ratio von 35 (siehe Kapitel 3.3.4.) angenommen. Ebenso wie in Kapitel 3.2.5. und 3.3.5. wurde für diese Betrachtungen die Fraktion 'Detritus / Zooplankton', die durch Differenzbildung aus dem Gesamt - POC - Gehalt zur Summe der bestimmten Einzelbiomasse ermittelt wurde, eingeführt. Für alle weiteren Variablen wurden die aus den jeweiligen Tagesgängen abgeleiteten Mittelwerte, deren prozentuale Standardabweichungen für die

heterotrophen Nanoflagellaten- und Cyanobakterienbiomasse 65 %, für die Bakterienbiomasse um 15 %, für POC um 10 % und für Chlorophyll *a* unter 5 % betragen, verwendet.

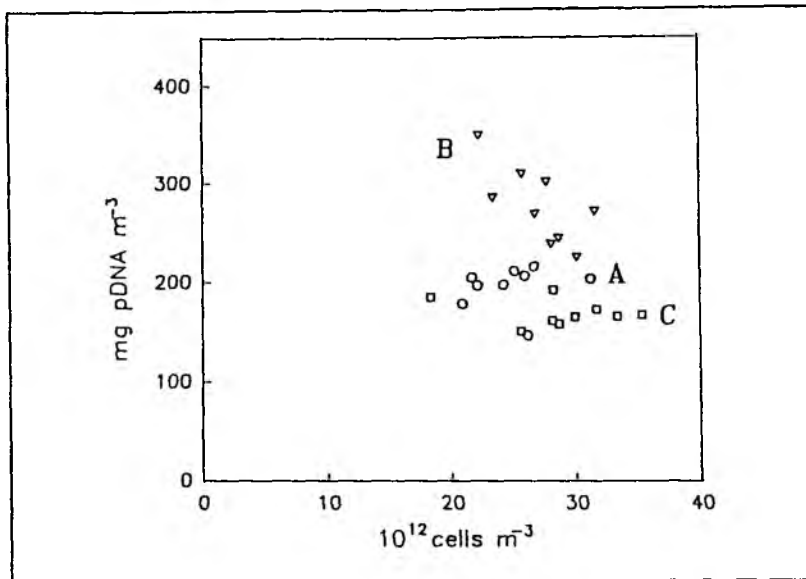


Abb. 3. 37: Beziehung der pDNA - Konzentration zur Gesamtbakterienzahl (Kompartiment A = \circ , Kompartiment B = \triangle , Zingster Strom = \square) während der Untersuchung 'RoKi 90'.

Der höchste POC - Gehalt findet sich mit $23,6 \text{ g C m}^{-3}$ in dem mit Nitrat und Phosphat angereicherten Kompartiment B. Für den Zingster Strom und für das Kompartiment A wurde mit $20,2$ bzw. $19,3 \text{ g C m}^{-3}$ eine etwas geringere POC - Konzentration ermittelt. Der Hauptanteil des partikulären organischen Kohlenstoffes ist in allen drei Kompartimenten in der Fraktion 'Detritus / Zooplankton' festgelegt. Prozentual erreicht diese Gruppierung im Kompartiment B 66,5 % ($15,7 \text{ g C m}^{-3}$), im Zingster Strom 74,1 % ($15,0 \text{ g C m}^{-3}$) und im Kompartiment A 79,6 % ($15,4 \text{ g C m}^{-3}$).

Größere Unterschiede hinsichtlich der absoluten und relativen Konzentration resultieren für die Biomasse des Phytoplanktons. Die höchste absolute Phytoplanktonbiomasse ergibt sich für das Kompartiment B ($6,6 \text{ g C m}^{-3}$), während sie prozentual im Zingster Strom mit 21,6 % ihren höchsten Wert am Gesamt - POC - Gehalt erreicht. Konträr dazu entwickelte sich im Kompartiment A die niedrigste Phytoplanktonbiomasse, deren Konzentration nur $2,8 \text{ g C m}^{-3}$ ergibt, woraus ebenso wie für das Kompartiment B ein prozentualer Anteil von 14,6 % am Gesamt - POC - Gehalt errechnet wurde.

Die Organismen der unteren Trophieebenen (Bakterien, Pikocyanobakterien und heterotrophe Nanoflagellaten) zeigen mit $0,86$ (Zingster Strom), $1,10$ (Kompartiment A) und $1,27 \text{ g C m}^{-3}$ (Kompartiment B) eine hohe Übereinstimmung in ihrer absoluten Konzentration. Mit 4,3 - 5,8 % weist auch ihr relativer Anteil am Gesamt - POC - Gehalt keine ausgeprägten Differenzen zwischen den drei Kompartimenten auf. Große Unterschiede bestehen jedoch innerhalb dieser zusammengefaßten Organismengruppe bezüglich der hetero-

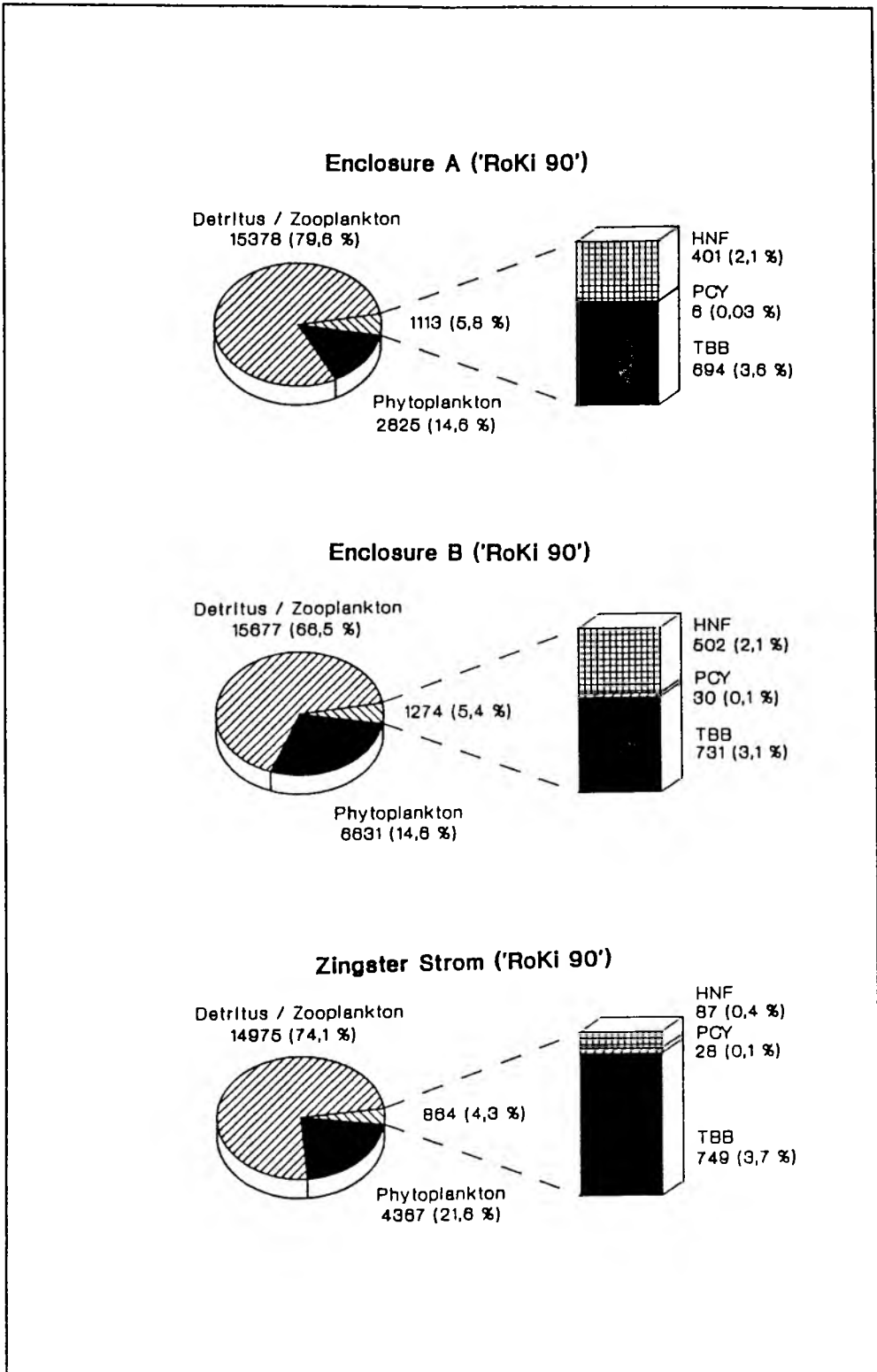


Abb. 3. 38: Verteilung der Mittelwerte der Biomasse (mg C m⁻³) von Bakterien (TBB), Pikocyanobakterien (PCY), heterotrophen Manoflagellaten, Phytoplankton und 'Detritus / Zooplankton' in den Kompartimenten A und B sowie im Zingster Strom während der Untersuchung 'RoKi 90'.

trophen Nanoflagellatenbiomasse. In den Wassereinschlüssen der Kompartimente A und B erreichen die heterotrophen Nanoflagellaten mit $0,40$ ($2,1\%$) bzw. $0,50 \text{ g C m}^{-3}$ ($2,1\%$) eine sehr hohe Biomasse, während für den Zingster Strom lediglich eine Biomasse von $0,09 \text{ g C m}^{-3}$ ($0,4\%$) ermittelt werden konnte. Die Bedeutung der Pikocyanobakterienbiomasse ist in den Kompartimenten und im Zingster Strom mit $0,01$ bis $0,03 \text{ g C m}^{-3}$, was einem prozentualen Anteil von $0,03 - 0,10\%$ an der Gesamt - POC - Konzentration entspricht, äußerst niedrig. Die höchste Bakterienbiomasse wurde mit $0,75 \text{ g C m}^{-3}$ respektive $3,7\%$ am Gesamt - POC - Gehalt aus dem Zingster Strom bestimmt. Diese Biomassekonzentration der Bakterien im Zingster Strom ist vergleichbar mit dem ermittelten Bakterienkohlenstoff aus den Wassereinschlüssen (Kompartiment A: $0,69 \text{ g C m}^{-3} = 3,6\%$ POC - Anteil; Kompartiment B: $0,73 \text{ g C m}^{-3} = 3,1\%$ POC - Anteil).

Die Berechnung der Netto - Primärproduktion über 24 Stunden erfolgte unter Berücksichtigung des Sonnenaufgangs (5:00 Uhr) und Sonnenuntergangs (22:00 Uhr) sowie der Annahme, daß 10% der Netto - Primärproduktion in den Nachtstunden vom Phytoplankton respiriert werden (C. Stienen, pers. Mitteilung). Im Kompartiment A erreicht die Gesamt - Netto - Primärproduktion $1,68 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (Tab. 3. 5). Der Anteil der Größenfraktion $< 3 \mu\text{m}$ beträgt mit $0,75 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ nahezu die Hälfte ($44,6\%$) an der Gesamt - Netto - Primärproduktionsrate. Die Exsudationsrate in diesem Kompartiment erlangt lediglich $0,04 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, was in Beziehung zur Gesamt - Netto - Primärproduktion einem Anteil von $2,5\%$ entsprechen würde. Deutlich höhere Produktionsraten wurden aus dem mit Nährsalzen angereicherten Kompartiment B ermittelt. In diesem Wassereinschluß erreicht die Gesamt - Netto - Primärproduktion mit $6,13 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ im Vergleich zum Kompartiment A eine um den Faktor $3,6$ gesteigerte Produktionsrate. Die Bedeutung der Größenklasse $< 3 \mu\text{m}$ an der Gesamtproduktion ist im Vergleich zum Kompartiment A mit $31,0\%$ ($1,89 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) jedoch etwas geringer, während die Exsudationsrate prozentual mit $5,3\%$ um etwas mehr als das Doppelte und absolut um den Faktor $7,8$ ($0,33 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) höher liegt.

Tab. 3. 5: Mikrobielle Netto - Sekundärproduktion ($\text{g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) = BP; Gesamt - Netto - Primärproduktion ($\text{g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) = G - N - PP; Netto - Primärproduktion der Größenklasse $< 3 \mu\text{m}$ ($\text{g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) = N - PP < 3 ; Exsudationsrate ($\text{g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) = Ex sowie prozentualer Anteil der mikrobiellen Sekundärproduktion = BP % und der Gesamt - Netto - Primärproduktion = G - N - PP % am Gesamt - POC - Gehalt in den Kompartimenten A, B.

Kompartiment	BP	G - N - PP	N - PP $< 3 \mu\text{m}$	Ex	BP %	G - N - PP %
A	0,198	1,684	0,751	0,042	1,03	8,73
B	0,417	6,134	1,895	0,326	1,77	25,99

Der Anteil der Gesamt - Netto - Primärproduktion am Gesamt - POC - Gehalt des Kompartimentes A erreicht $8,7\%$, während im mit Nährsalzen angereicherten Kompartiment B der prozentuale Anteil mit $26,0\%$ annähernd um den Faktor 3 höher liegt. Für die bakterielle Netto - Sekundärproduktion ist lediglich ein mäßiger Anstieg des prozentualen Anteils am Gesamt - POC - Gehalt von $1,0$ (Kompartiment A) auf $1,8\%$ (Kompartiment B) zu verzeichnen. Die Vorstellung der Ergebnisse der mikrobiellen Tagesproduktion erfolgte bereits im Kapitel 3.4.3..

3.5. Untersuchungen im Nordostatlantik

Die Ergebnisse der 10. METEOR - Reise werden aufgrund der unterschiedlichen Probennahmestrategien, der abweichenden jahreszeitlichen Einflüsse auf die pelagialen Strukturen und der differierenden Anzahl der ermittelten biologisch - chemischen Variablen für beide Fahrtabschnitte (M 10 / 2 und M 10 / 4) separat dargestellt.

3.5.1. Fahrtabschnitt M 10 / 2

3.5.1.1. Hydrographie und Nährsalze

Für diesen Fahrtabschnitt wurden die hydrophysikochemischen Daten der Driftexperimente in den Untersuchungsgebieten A und B (Abb. 2.4) bereits von Deckers (1991) veröffentlicht. Dementsprechend soll an dieser Stelle nur in deskriptiver Form auf die vorgefundenen hydrochemischen Rahmenbedingungen eingegangen werden.

Zu Beginn des 3. Driftexperimentes der METEOR - Reise Nr. 10 (DEX III; 47°N, 20°W) bewegte sich das Driftsystem im Untersuchungsgebiet A (zwei in 80 und 300 m Tiefe hängende, frei driftende Sinkstoff - Fallen) im Frontbereich einer zyklonalen hydrographischen Struktur. Am 15. / 16. Mai wechselte das Driftsystem aus diesem zyklonalen Wirbel in eine antizyklonale Driftbahn, die es bis zum Ende des Driftexperimentes nicht mehr verließ (Abb. 2.5). Während des Untersuchungszeitraumes stieg die Oberflächentemperatur geringfügig von 13,0 auf 13,5 °C an. Die Ausdehnung der homogenen Deckschicht erreichte während der ersten Phase des Driftexperimentes ca. 25 m und im Bereich der antizyklonalen Struktur ca. 50 m.

Die Driftbahn im Driftgebiet B (DEX IV der 10. METEOR - Reise; 57°N, 20°W) beschreibt einen antizyklonalen Halbkreis (Abb. 2.6). Während der Untersuchungsphase erwärmte sich die Oberflächenschicht allmählich von 9,2 auf 10,0 °C, wodurch sich eine stabile Stratifizierung der Wassersäule zwischen 15 und 30 m Wassertiefe einstellte.

Für das Driftgebiet A (DEX III) wurden, mit Ausnahme der Silikatkonzentration, ungewöhnlich hohe Nährsalzkonzentrationen ermittelt. Innerhalb der euphotischen Zone liegt der Silikatgehalt an oder unterhalb der Nachweisgrenze ($0,0 - 0,8 \mu\text{M Si(OH)}_4 \text{ dm}^{-3}$). Konzentrationen von $> 1,0 \mu\text{M Si(OH)}_4 \text{ dm}^{-3}$ konnten erst zwischen 40 - 50 m nachgewiesen werden, was insgesamt darauf hindeutet, daß sich das System am Ende der 'Frühjahrsblüte' befand. Der Orthophosphatgehalt bewegt sich zu Beginn des Driftexperimentes in der euphotischen Zone um $0,2 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ und fällt zum Ende der Untersuchungsphase auf Werte unterhalb von $0,2 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ ab. Die Initialkonzentrationen von Nitrat erreichen im Oberflächenbereich der Wassersäule $2,0 - 4,0 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$ und sinken im weiteren Verlauf bis zum Ende des Driftexperimentes bis

auf $0,5 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$ ab. Unterhalb der euphotischen Zone kann für alle untersuchten chemischen Konstituenten eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Konzentrationszunahme festgestellt werden.

Im Driftgebiet B (DEX IV) wurden deutlich höhere Nährsalzkonzentrationen bestimmt. Während der gesamten Untersuchungsphase schwankt die Silikatkonzentration im Oberflächenbereich zwischen $1,2 - 2,4 \mu\text{M Si(OH)}_4 \text{ dm}^{-3}$. Im gleichen Wasserkörper erreicht der Orthophosphatgehalt Werte um $0,60 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ mit einer geringfügigen Abnahme der Konzentration auf $0,55 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$ zum Ende des Driftexperimentes. Für den Nitratgehalt läßt sich wie für den Orthophosphatgehalt ein Absinken der Konzentrationswerte zum Ende der Untersuchung hin beobachten. Die initialen Nitratkonzentrationen betragen in der euphotischen Zone $9,0 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$ und sinken mit fortschreitender Untersuchungsdauer auf $7,0 - 8,0 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$ ab. Auch in diesem Driftgebiet erfolgt ein deutlicher Konzentrationsanstieg der ermittelten Nährsalze unterhalb der euphotischen Zone.

3.5.1.2. Planktologische und mikrobiologische Bestandsvariablen

Das allgemeine Verteilungsmuster des POC - und PON - Gehaltes in der Wassersäule weist für beide Untersuchungsgebiete im Oberflächenbereich der Wassersäule (5 - 20 m) die höchsten Konzentrationen mit Extremwerten von $254 - 464 \text{ mg C m}^{-3}$ bzw. $35 - 81 \text{ mg N m}^{-3}$ auf (Daten: Planktologie, IfM Kiel). Bereits in Tiefen von 25 - 60 m konnte für beide Variablen nur noch die Hälfte der Maximalwerte bestimmt werden und bis 150 m erreichen sie nur noch $1/4 - 1/10$ der Oberflächenwerte. Mit Ausnahme des Untersuchungsgebietes A während der antizyklonalen Driftphase ($13,8 \text{ g C m}^{-2}$ bzw. $2,2 \text{ g N m}^{-2}$) existieren zwischen dem Untersuchungsgebiet A zu Beginn des Driftexperimentes mit integrierten Mittelwerten (0 - 80 m) von $16,8 \text{ g C m}^{-2}$ bzw. $2,9 \text{ g N m}^{-2}$ und dem Untersuchungsgebiet B mit $16,1 \text{ g C m}^{-2}$ bzw. $2,6 \text{ g N m}^{-2}$ lediglich geringe Unterschiede.

Für die Vertikalverteilung der autotrophen Biomasse stehen, bearbeitet und veröffentlicht von Deckers (1991), Utermöhlzählungen und Biomasseberechnungen zur Verfügung. Die Maxima der Verteilung befinden sich für das Driftgebiet A während des 1. bis 8. Drifttages mit $32,0 - 200,4 \text{ mg C m}^{-3}$ zwischen 15 und 60 m Wassertiefe und während des 9. bis 14. Drifttages zwischen 5 und 25 m mit einer entsprechenden autotrophen Biomassekonzentration von $20,9 - 32,5 \text{ mg C m}^{-3}$. Im Driftgebiet B variieren die Tiefenhorizonte mit maximalen autotrophen Biomassekonzentrationen zwischen 10 und 80 m, deren Konzentrationen mit Ausnahme der Station 599 am 8. Drifttag ($289,5 \text{ mg C m}^{-3}$) im Bereich von $23,3 - 63,1 \text{ mg C m}^{-3}$ liegen. Unterhalb der Maxima ist für alle untersuchten Stationen eine deutliche Abnahme der Biomassekonzentrationen zu beobachten.

Der Einfluß hydrophysikochemischer Rahmenbedingungen auf die in räumlicher und zeitlicher Skala zu betrachtenden Konzentrationen der autotrophen Biomasse und des Chlorophyll *a* für das Driftgebiet A wird in der Abbildung 3.39, die von M. Deckers freundlicherweise zur Verfügung gestellt wurde, deutlich.

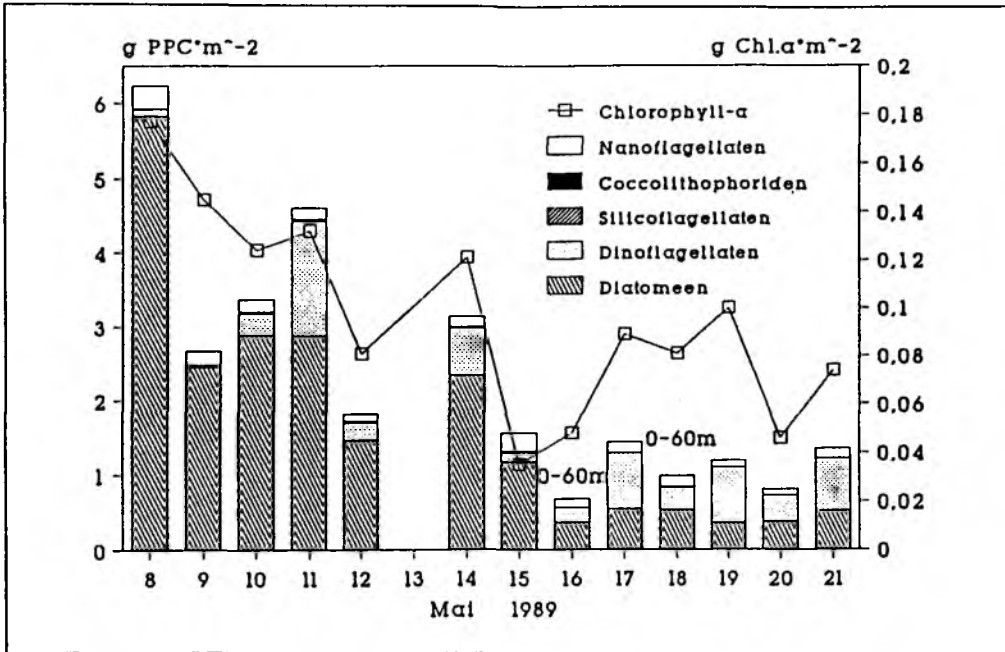


Abb. 3.39: Bis in 80 m Wassertiefe integrierter Phytoplanktonkohlenstoff ($g\ C\ m^{-2}$) der unterschiedlichen Phytoplanktonklassen und Chlorophyll *a* ($g\ Chl.\ a\ m^{-2}$) im Driftgebiet A (DEX III) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik; 8. Mai entspricht 1. Drifttag; 21. Mai entspricht 14. Drifttag. Aus: Deckers (1991).

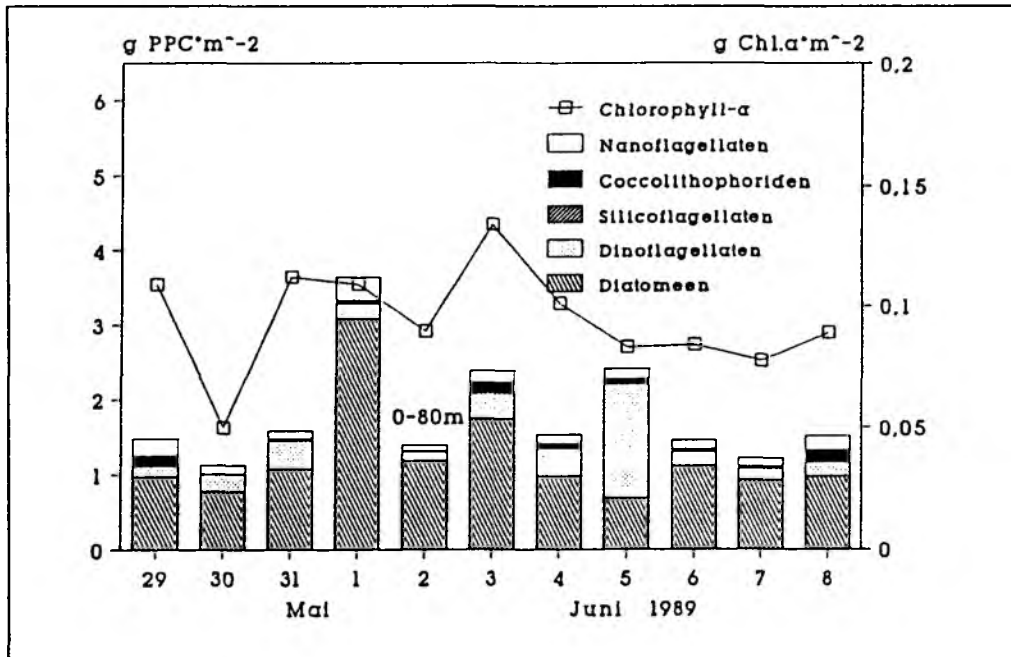


Abb. 3.40: Bis in 100 m Wassertiefe integrierter Phytoplanktonkohlenstoff ($g\ C\ m^{-2}$) der unterschiedlichen Phytoplanktonklassen und Chlorophyll *a* ($g\ Chl.\ a\ m^{-2}$) im Driftgebiet B (DEX IV) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik; 29. Mai entspricht 1. Drifttag; 8. Juni entspricht 11. Drifttag. Aus: Deckers (1991).

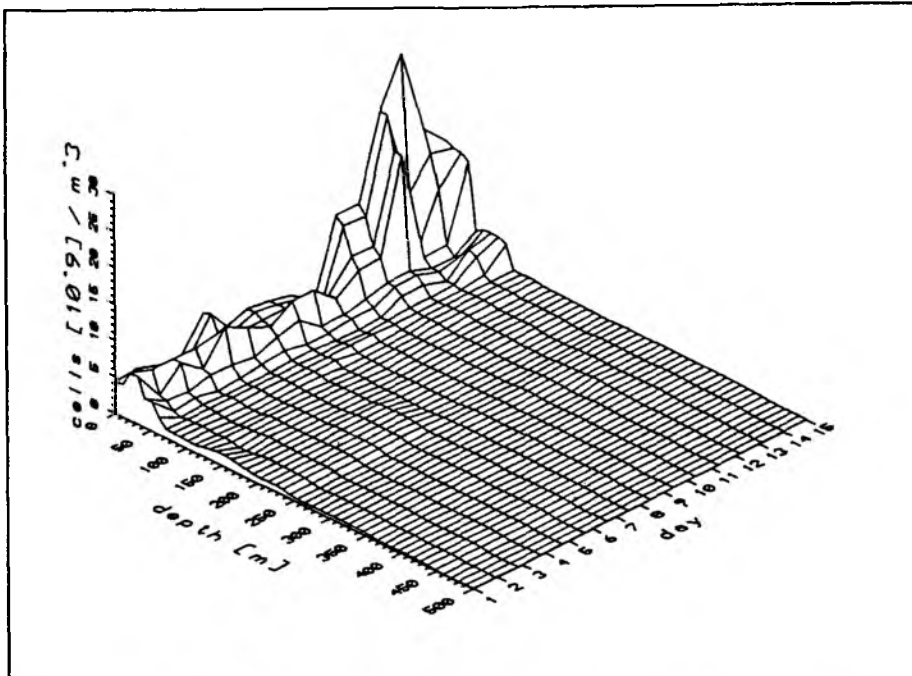


Abb. 3.41: Zellzahl (10^9 Zellen m^{-3}) und Biomasse (Zellzahl ohne Zehnerpotenz $\cdot 0,19$ in $mg\ C\ m^{-3}$) der Pikocyanobakterien im Driftgebiet A (DEX III) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik; 1. Drifttag entspricht 8. Mai; 14. Drifttag entspricht 21. Mai; 15. Drifttag entspricht Station 505 beim Ablaufen aus dem Driftgebiet.

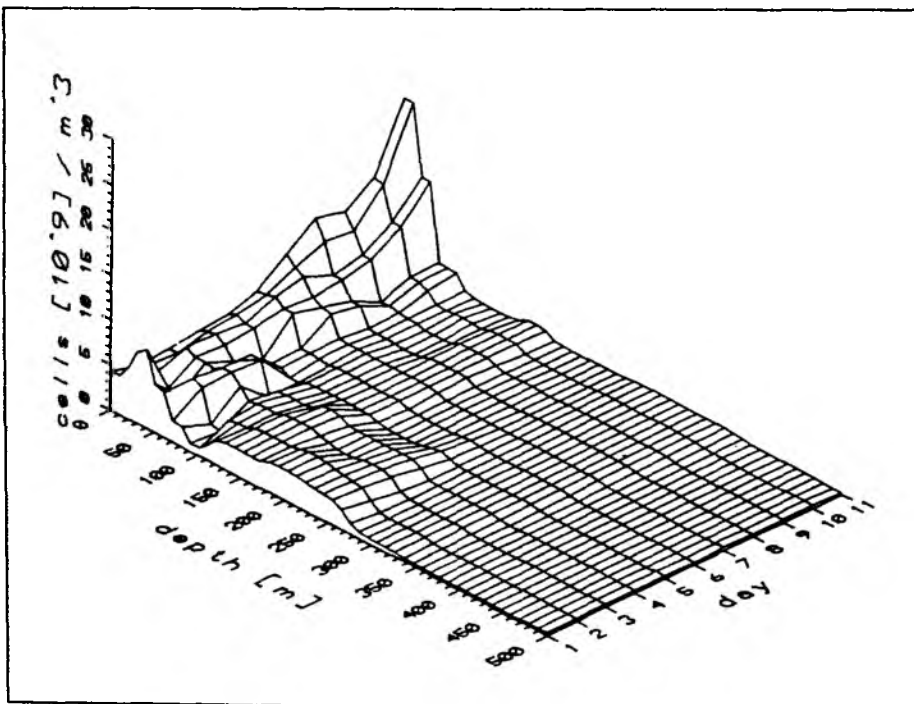


Abb. 3.42: Zellzahl (10^9 Zellen m^{-3}) und Biomasse (Zellzahl ohne Zehnerpotenz $\cdot 0,19$ in $mg\ C\ m^{-3}$) der Pikocyanobakterien im Driftgebiet B (DEX IV) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik; 1. Drifttag entspricht 29. Mai; 11. Drifttag entspricht 8. Juni.

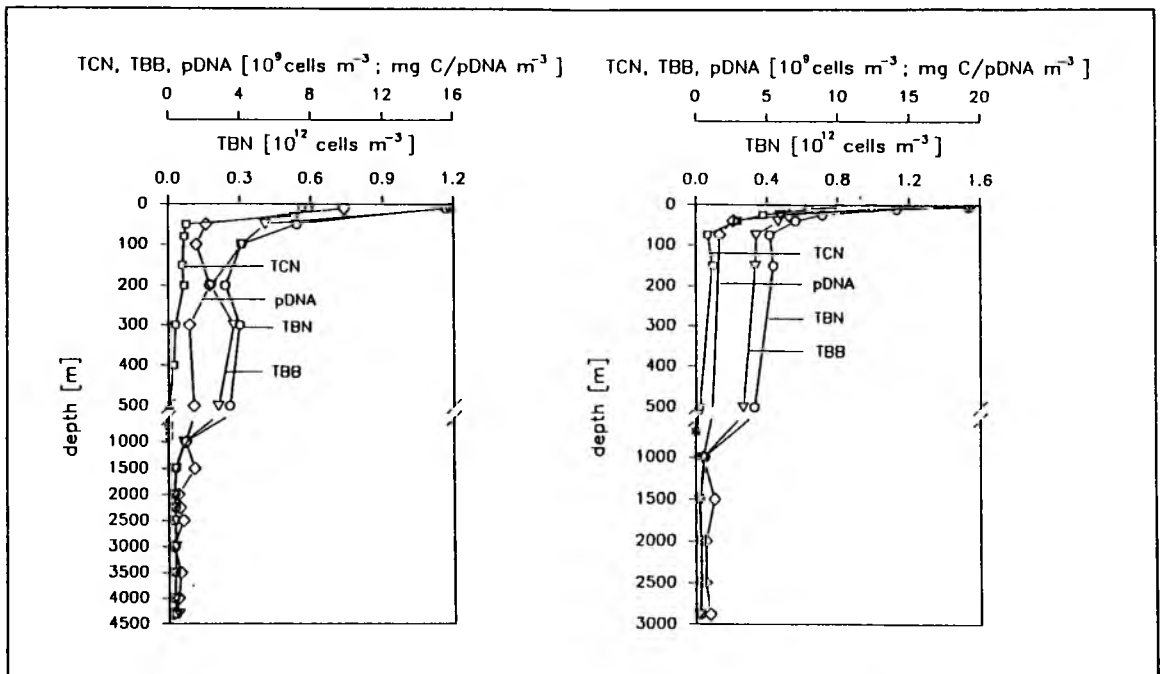


Abb. 3.43: Tiefenprofile der Pikocyanobakterienzahl (= TCN), Bakterienbiomasse (= TBB), pDNA - Konzentration (= pDNA) und Bakterienzahl (= TBN) in den Driftgebieten A (DEX III; Station 518) und B (DEX IV; Station 616) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik.

Die bis zu einer Tiefe von 80 m integrierten Werte für Phytoplanktonkohlenstoff und Chlorophyll *a* weisen bis zum 8. Tag des Driftexperimentes (15. Mai) im arithmetischen Mittel $3,4 \text{ g C m}^{-2} \pm 1,5 \text{ g C m}^{-2}$ auf. Der Übergang aus der zyklonalen in die antizyklonale hydrographische Struktur (8. / 9. Drifttag bzw. 15. / 16. Mai) wird durch die Konzentrationsabnahme des integrierten Gehaltes an Phytoplanktonkohlenstoff (arithmetisches Mittel vom 8. bis zum 14. Drifttag = $0,9 \text{ g C m}^{-2} \pm 0,4 \text{ g C m}^{-2}$) und Chlorophyll *a* dokumentiert. Im Driftgebiet B, in dem das Driftsystem während der gesamten Untersuchungsphase einen antizyklonalen Halbkreis beschrieb, lassen sich für beide Bestandsvariablen keine ausgeprägten Unterschiede erkennen (siehe Abb. 3.40; ebenfalls von M. Deckers zur Verfügung gestellt). Die integrierte Biomasse des Phytoplanktons beträgt für dieses Driftgebiet im arithmetischen Mittel $1,8 \text{ g C m}^{-2} \pm 0,7 \text{ g C m}^{-2}$.

Wie bereits für die Biomasse des autotrophen Phytoplanktons beschrieben, zeigt sich auch für die Zahl und Biomasse der Pikocyanobakterien eine starke Abhängigkeit ihrer Verteilung und Konzentration von den jeweilig vorherrschenden hydrographischen Bedingungen (Abb. 3.41). Die zu Beginn der Driftphase (1. - 8. Tag) im Driftgebiet A geringen Zellzahlen von $3,1 - 7,5 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ bzw. $0,6 - 1,4 \text{ mg C m}^{-3}$ (Umrechnungsfaktor: Zellzahl zu Biomasse = Zellzahl ohne Zehnerpotenz $\cdot 0,19$; siehe Kapitel 2.4.1.) im oberen Bereich der euphotischen Zone erhöhen sich in der zweiten Phase des Driftexperimentes nach dem Übergang in eine antizyklonale hydrographische Struktur (9. - 15. Drifttag) auf $11,6 - 28,9 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ bzw. $2,2 - 5,5 \text{ mg C m}^{-3}$. Im Driftgebiet B oszillieren Abundanz und Biomasse der Pikocyanobakterien in den ersten 5 Tagen des Driftexperimentes um $4,0 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ bzw. um $0,8 \text{ mg C m}^{-3}$, während ab dem 6. bis

zum 11. Drifttag ein kontinuierlicher Anstieg der Abundanzen bis auf $18,6 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $3,5 \text{ mg C m}^{-3}$ erfolgt (Abb. 3.42).

Insgesamt konzentriert sich die Abundanz der Pikocyanobakterien auf die obersten Meter der Wassersäule. Bereits innerhalb der homogenen Deckschicht erfolgt ein ausgeprägter Abfall der Zellzahlen und Biomasse bis ca. 80 m. Unterhalb der euphotischen Zone nimmt die Pikocyanobakterienhäufigkeit mit einem weniger ausgeprägten Gradienten stetig ab. In einem Tiefenprofil (Station 616) konnten autofluoreszierende Pikocyanobakterien bis zu einer Tiefe von 1500 m nachgewiesen werden (Abb. 3.43: B).

Die Vertikalverteilung der Abundanz und Biomasse der Bakterien entspricht weitestgehend dem für die Pikocyanobakterien vorgefundenen Muster (Abb. 3.44 - 3.47). Bakterienzahlen und -biomasse erreichen im Driftgebiet A im ersten Driftabschnitt bis zum 8. Tag $0,34 - 0,70 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} bzw. $4,9 - 23,9 \text{ mg C m}^{-3}$ in der euphotischen Zone (Abb. 3.44 und 3.45). Am Transitionspunkt beider hydrographischer Strukturen (8. und 9. Drifttag) fallen die Werte der mikrobiellen Bestandsvariablen auf ihr Minimum ($0,13 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} bzw. $1,6 \text{ mg C m}^{-3}$) ab. Der sich anschließende Aufenthalt des Driftsystems in der antizyklonalen Wirbelstruktur führt analog zur Abundanz der Pikocyanobakterien und revers zur Biomasse des Phytoplanktons zu erhöhten Bakterienabundanzen bis auf maximal $2,20 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} bzw. $30,2 \text{ mg C m}^{-3}$. Die antizyklonale Wassersäule weist außerdem deutlich erhöhte Bakterienabundanzen im Tiefenwasser auf.

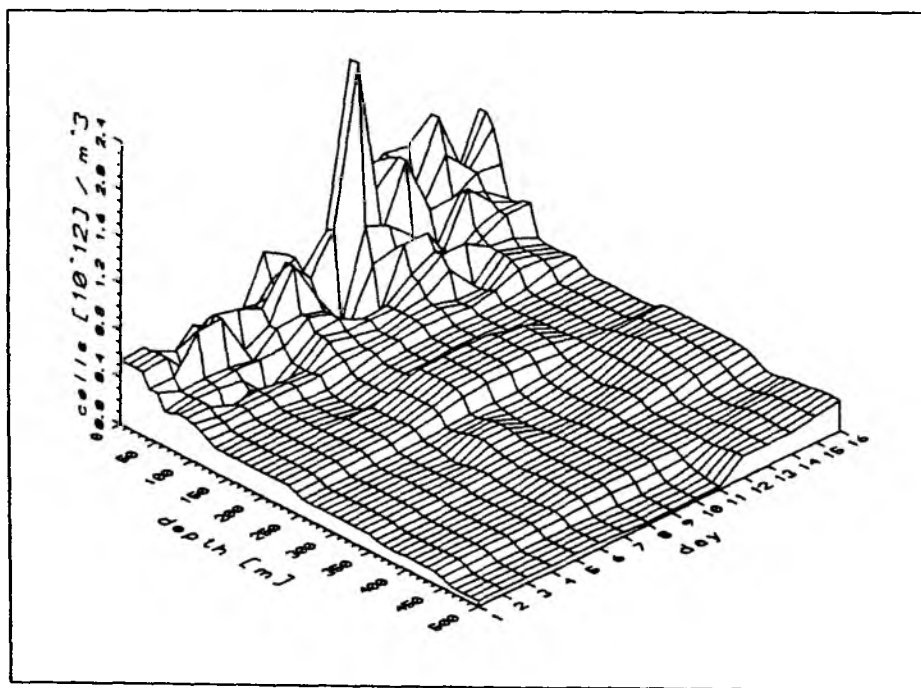


Abb. 3.44: Zellzahl (10^{12} Zellen m^{-3}) der Bakterien im Driftgebiet A (DEX III) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik; 1. Drifttag entspricht 8. Mai; 14. Drifttag entspricht 21. Mai; 15. und 16. Drifttag entsprechen Station 505 und 518 beim Ablaufen aus dem Driftgebiet.

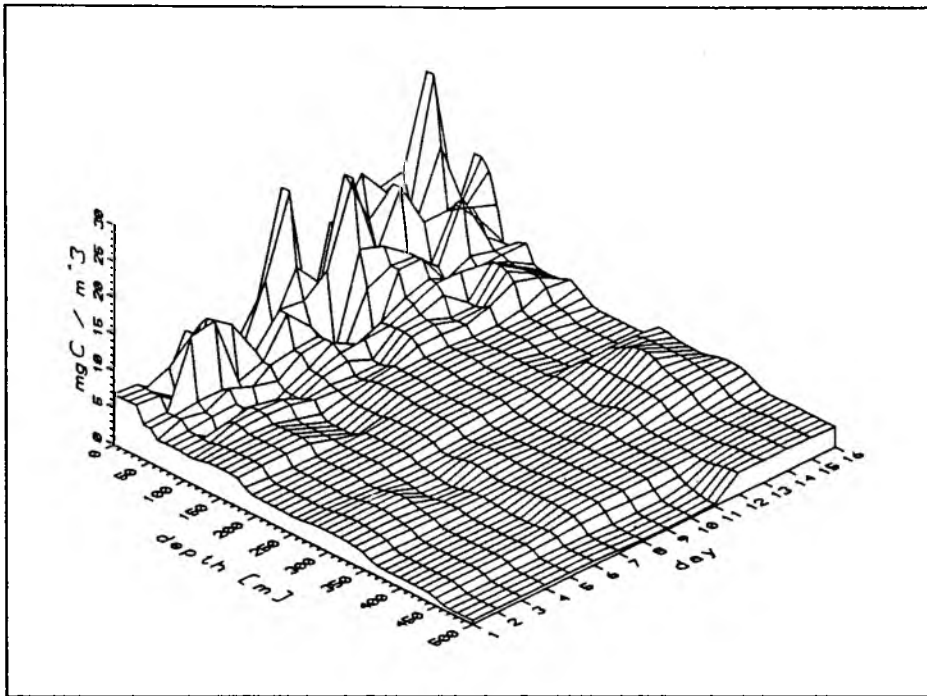


Abb. 3.45: Biomasse (mg C m^{-3}) der Bakterien im Driftgebiet A (DEX III) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik; 1. Drifttag entspricht 8. Mai; 14. Drifttag entspricht 21. Mai; 15. und 16. Drifttag entsprechen Station 505 und 518 beim Ablaufen aus dem Driftgebiet.

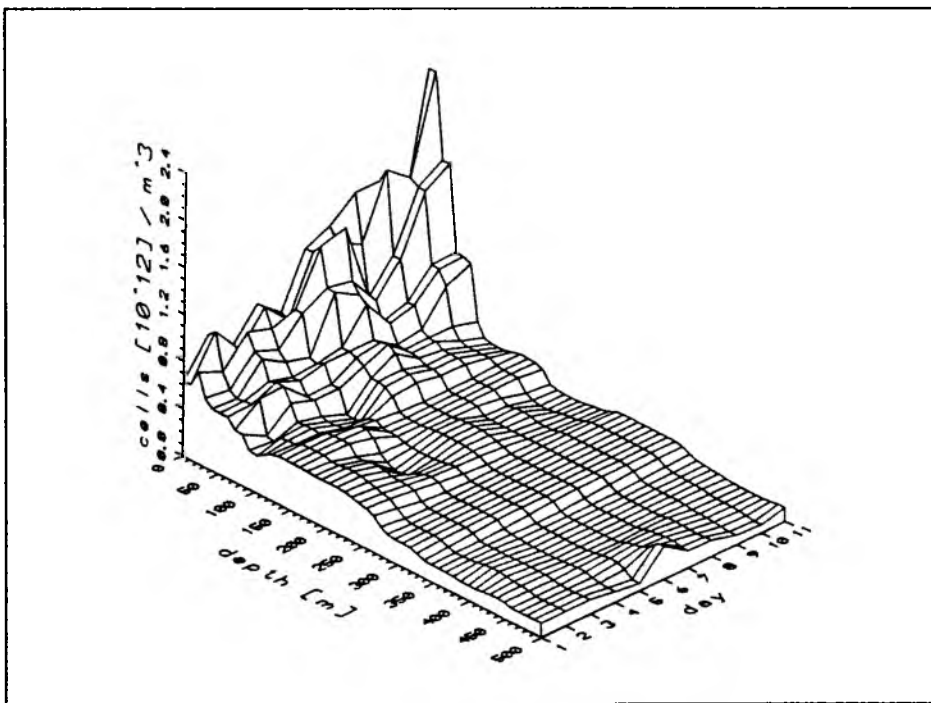


Abb. 3.46: Zellzahl (10^{12} Zellen m^{-3}) der Bakterien im Driftgebiet B (DEX IV) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik; 1. Drifttag entspricht 29. Mai; 11. Drifttag entspricht 8. Juni.

Für das Driftgebiet A sind mikrobielle Netto - Sekundärproduktionsdaten nur für den 11. - 13. Tag (entspricht 18. - 20. Mai) des Driftexperimentes vorhanden (Abb. 3.48). In diesem Zeitraum erreichen die Produktionsraten der Bakterien im Oberflächenbereich mit $5,4 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (11. Tag) ihren Maximalwert und fallen bis zum 12. und 13. Tag der Zeitserie auf $1,4$ bzw. $1,7 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ab. In diesem Abschnitt des Driftexperimentes korreliert das Absinken der mikrobiellen Produktionswerte nicht mit der Anzahl der Bakterienzellen, die vom 11. bis zum 13. Drifttag im Oberflächenbereich zwischen $1,2$ und $0,8 \cdot 10^{12} \text{ Zellen m}^{-3}$ erreichen. Im Driftgebiet B erfolgte die Messung der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion vom 1. bis zum 3. und am 7. Drifttag (29. - 31. Mai und 4. Juni). Die Berechnungen der Produktionswerte für den 4. bis 6. Drifttag wurden entsprechend dem in den 'Anmerkungen zu den Grafiken' angegebenen Berechnungsalgorithmus durchgeführt und können deshalb keineswegs als reale Datenpunkte gewertet werden. Vom 1. - 3. Tag des Driftexperimentes wurden Oberflächenmaxima von ca. $0,5$ - $1,0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ gemessen, während mit dem 7. Drifttag die mikrobielle Netto - Sekundärproduktion maximal $4,2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ erreicht (Abb. 3.49).

Die Maxima der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion befinden sich ausnahmslos in den oberen 10 m der Wassersäule. Bereits innerhalb der homogenen Deckschicht erfolgt bis zu einer Wassertiefe von im Mittel 40 m ein ausgeprägter Abfall der mikrobiellen Produktionsraten (Abb. 3.48 und 3.49). Unterhalb von 40 m sinken die Raten der bakteriellen Netto - Sekundärproduktion mit einem geringeren Gradienten ab. In 500 m Wassertiefe wurden im Mittel nur noch Produktionswerte um $0,04 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ bestimmt.

3.5.1.4. pDNA - Messungen

Der pDNA - Gehalt erreicht im ersten Driftabschnitt des Untersuchungsgebietes A zwischen dem 5. und 7. Drifttag (für den 6. Drifttag wurden keine pDNA - Messungen durchgeführt) im Oberflächenbereich Maximalkonzentrationen von $4,1$ bis $5,0 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ (Abb. 3.50). Wie bereits die anderen vorgestellten Bestandsvariablen mit Ausnahme des Phytoplanktonkohlenstoffes erlangen auch die pDNA - Oberflächengehalte in der antizyklonalen Driftphase mit $8,8$ - $11,2 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ (für den 8. - 12. und 14. - 15. Drifttag wurden keine pDNA - Messungen durchgeführt) im Vergleich zum Beginn des Driftexperimentes höhere Konzentrationen. Im Untersuchungsgebiet B läßt sich für den beprobten Zeitraum keine eindeutige Zunahme des pDNA - Oberflächengehaltes im Verlauf der Untersuchungszeit feststellen (Abb. 3.51). Die erste Aufnahme eines Vertikalprofils für den pDNA - Gehalt am 2. Drifttag zeigt an der Wasseroberfläche eine pDNA - Konzentration von $8,4 \text{ mg pDNA m}^{-3}$. In der weiteren zeitlichen Entwicklung der pDNA - Konzentration wurden im Oberflächenbereich der Wassersäule beginnend am 3. über den 6. und 8. Drifttag pDNA - Gehalte von $6,2$ - $7,6 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ gemessen.

Im Tiefenprofil (Abb. 3.43: A und B) zeigt sich für den pDNA - Gehalt bis in Sedimentnähe ein zu den anderen vorgestellten Bestandsvariablen analoges Verteilungsmuster. Hohe pDNA - Konzentrationen werden nur innerhalb der homogenen Deckschicht angetroffen ($6,2$ - $9,8 \text{ mg pDNA m}^{-3}$). Bereits in 50 m Wassertiefe

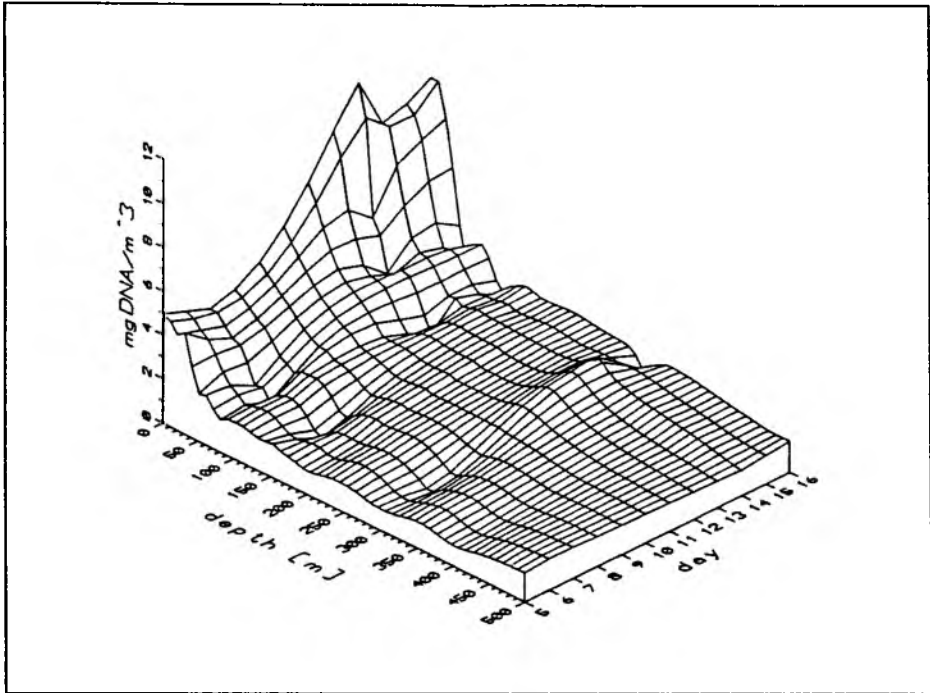


Abb. 3.50: pDNA - Konzentration (mg pDNA m^{-3}) im Driftgebiet A (DEX III) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik; 5. Drifttag entspricht 12. Mai; 14. Drifttag entspricht 21. Mai; 15. bzw. 16. Tag entspricht Station 505 bzw. 518 beim Ablaufen aus dem Driftgebiet. Die Werte für den 6., 8. - 12. und 14. - 15. Drifttag wurden entsprechend den Angaben in den 'Anmerkungen zu den Grafiken' berechnet.

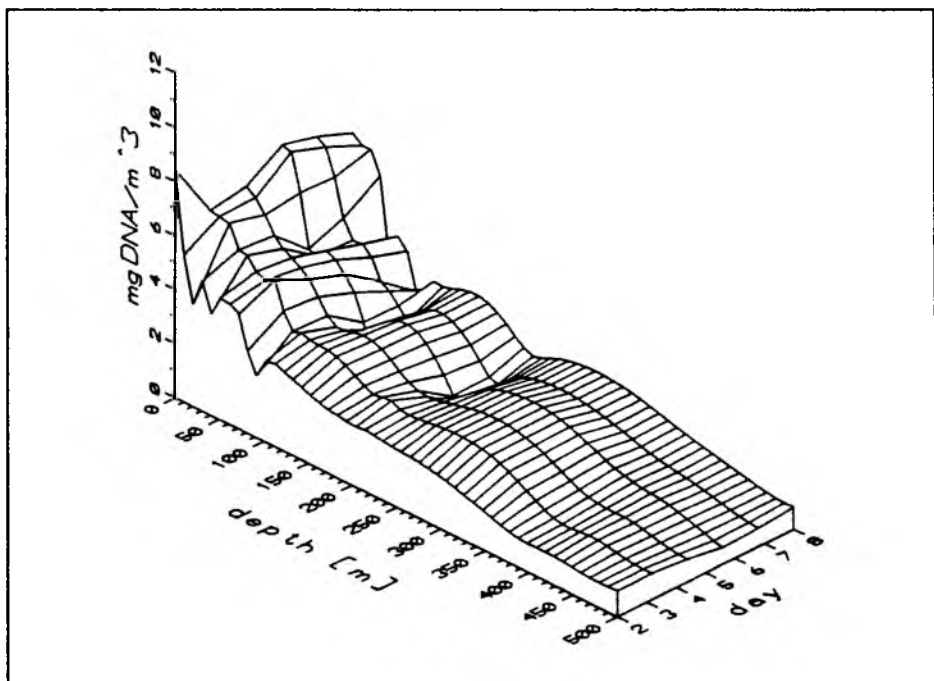


Abb. 3.51: pDNA - Konzentration (mg pDNA m^{-3}) im Driftgebiet B (DEX IV) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik; 2. Drifttag entspricht 30. Mai; 8. Drifttag entspricht 5. Juni. Die Werte für den 4., 5. und 7. Drifttag wurden entsprechend den Angaben in den 'Anmerkungen zu den Grafiken' berechnet.

sinken die Werte bezogen auf die Maximalkonzentrationen auf 1/3 bis 1/5 ab, während im Bereich von 50 m bis 500 m nur noch eine geringfügige Abnahme der pDNA - Konzentration erfolgt. In der Tiefseeregion oszillieren die pDNA - Konzentrationen um 0,5 - 0,9 mg pDNA m⁻³.

Für die prozentuale Verteilung des pDNA - Gehaltes auf die einzelnen Größenfraktionen in den Driftgebieten A und B ergeben sich besonders für die piko- und nanoskaligen Größenstrukturen unterschiedliche Muster (Abb. 3.52 und 3.53). Die für das Fraktionierungsexperiment im Untersuchungsgebiet A am 8. Drifttag (Station 468) entnommenen Proben stammen aus dem Transitionsgebiet zwischen der zyklonalen und antizyklonalen hydrographischen Struktur (Abb. 3.52). Besonders auffällig ist der prozentuale Anteil der Größenklasse $\geq 0,2 - < 0,6 \mu\text{m}$, der lediglich 12,9 - 39,8 % des Gesamt - pDNA - Gehaltes erreicht, während für die Station 599 des Driftgebietes B (8 Drifttag entspricht 5. Juni) zwischen 37,5 und 75,9 % zu verzeichnen sind (Abb. 3.53). Für die Station 468 ist dem pDNA - Gehalt der Größenklasse $\geq 0,6 - < 1 \mu\text{m}$ mit 16,2 - 47,1 % eine äquivalente Bedeutung beizumessen wie der Größenklasse $\geq 0,2 - < 0,6 \mu\text{m}$, wohingegen letztere ($\geq 0,6 - < 1 \mu\text{m}$) für die Station 599 erst ab ca. 40 m Wassertiefe ein größeres Gewicht erlangt. Die Daten der mikroskopischen Analyse der Bakterienzahlen und ihrer Zelldimensionen für diese Stationen unterstützen die Ergebnisse der unterschiedlichen pDNA - Verteilung in den oben angeführten Größenklassenbereichen. Legt man die Annahme zugrunde, daß das ermittelte mittlere Zellvolumen auf kugelförmigen Zellkörpern basiert, so ergibt sich für die Station 468 ein mittlerer Zelldurchmesser von 0,48 μm , während sich für die Driftstation 599 ein geringerer mittlerer Zelldurchmesser von 0,34 μm errechnen läßt. Die Summe der prozentualen pDNA - Gehalte der Größenklassen $\geq 0,2 - < 0,6 \mu\text{m}$ und $\geq 0,6 - < 1 \mu\text{m}$, die überwiegend von Bakterien dominiert werden, erreichen für die Station 468 50,5 - 70,6 % und für die Station 599 64,0 - 95,3 %.

Von ebenfalls großer Bedeutung ist die pDNA - Konzentration in der Fraktion $\geq 1 - < 3 \mu\text{m}$, die sich für die Station 468 mit einer Ausnahme in 30 m Wassertiefe (5,1 %) zwischen 18,1 und 27,1 % bewegt, während sie für die Station 599 mit 0,7 - 20,2 % quantitativ etwas geringere Werte aufweist. Für die Station 468 wurden zusätzlich Größenfraktionierungen mit den Dimensionen von $\geq 3 - < 5 \mu\text{m}$ und $\geq 5 - < 10 \mu\text{m}$ durchgeführt, wobei dem expressiven Anteil von 20,1 % der Fraktion $\geq 5 - < 10 \mu\text{m}$ in 30 m Wassertiefe ansonsten wesentlich geringere prozentuale Beiträge von 1,3 - 6,4 % am Gesamt - pDNA - Gehalt gegenüberstehen. Die höchsten pDNA - Anteile der Größenklasse $\geq 10 \mu\text{m}$ befinden sich mit 18,1 bzw. 15,4 % im Oberflächenbereich, darunter werden in dieser Fraktion nur noch Werte zwischen 3,7 und 11,0 % erreicht. Für die Fraktion $\geq 3 \mu\text{m}$ der Station 599 ist mit 34,8 % lediglich an der Wasseroberfläche (5 m) ein hoher prozentualer pDNA - Anteil festzustellen, während im restlichen Teil der Wassersäule diese Größenklasse zum Gesamt - pDNA - Gehalt im arithmetischen Mittel nur noch 3,3 % beisteuert.

Die deutliche Beziehung des pDNA - Gehaltes zur Fraktion $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$, die in erster Linie quantitativ den Bakterien zuzuordnen ist, spiegelt sich auch in der Korrelation des Gesamt - pDNA - Gehaltes zur Bakterienzellzahl für die Driftgebiete A und B wider (Abb. 3.54). Für diese Beziehung konnte eine

Regressionsgleichung von $y = 5,294x + 0,847$ ermittelt werden, deren Korrelationskoeffizient $r = 0,840$ eine

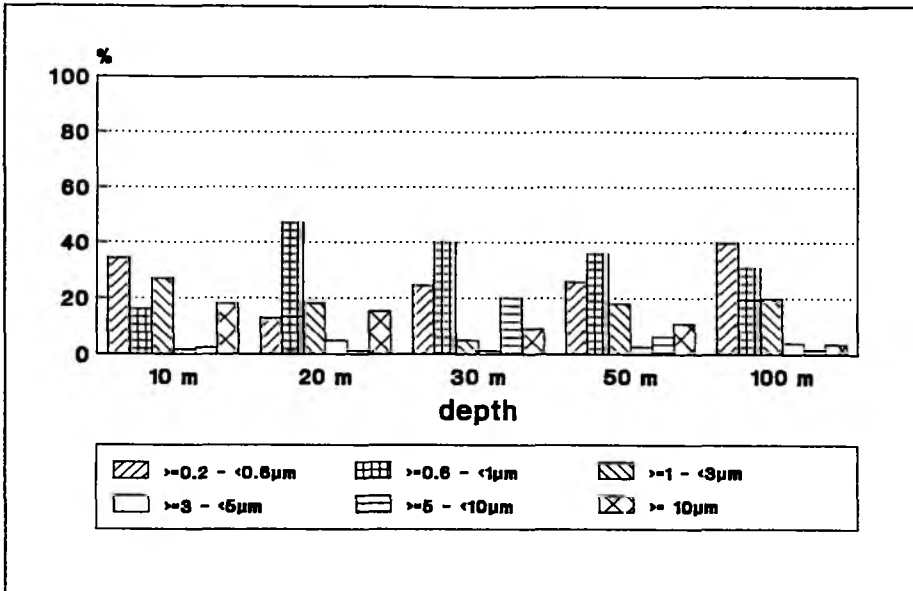


Abb. 3.52: Prozentuale Verteilung der pDNA - Konzentration auf unterschiedliche Größenklassen der Station 468 im Driftgebiet A (DEX III) in der Transitionszone (8. Drifttag entspricht 15. Mai) zwischen der zyklonalen und antizyklonalen hydrographischen Struktur während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik.

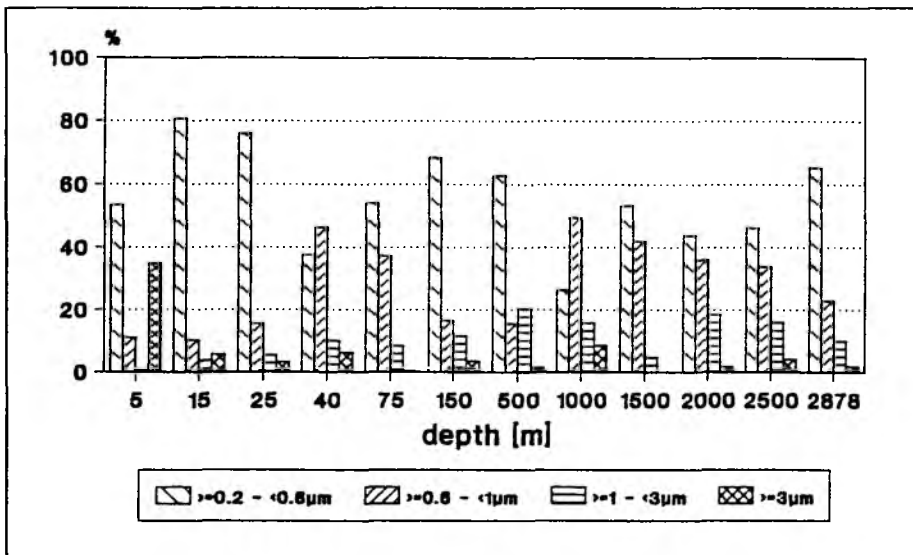


Abb. 3.53: Prozentuale Verteilung der pDNA - Konzentration auf unterschiedliche Größenklassen der Station 599 im Driftgebiet B (DEX IV; 8. Drifttag entspricht 5. Juni) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik.

große Abhängigkeit des pDNA - Gehaltes von der Bakterienzellzahl anzeigt. Die Korrelationskoeffizienten für die einzelnen Tiefenbereiche von 0 - 20 m, 20 - 60 m und 60 - 500 m liegen mit $r = 0,616$, $r = 0,650$ und

$r = 0,656$ jedoch deutlich niedriger. Wie bei allen anderen bisher vorgestellten Regressionsgleichungen ergibt sich auch für diese Untersuchungsgebiete über dem positiven Ordinatenabschnitt für eine pDNA - Konzentration von ca. $0,84 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ keine direkte Beziehung zur Bakterienzellzahl.

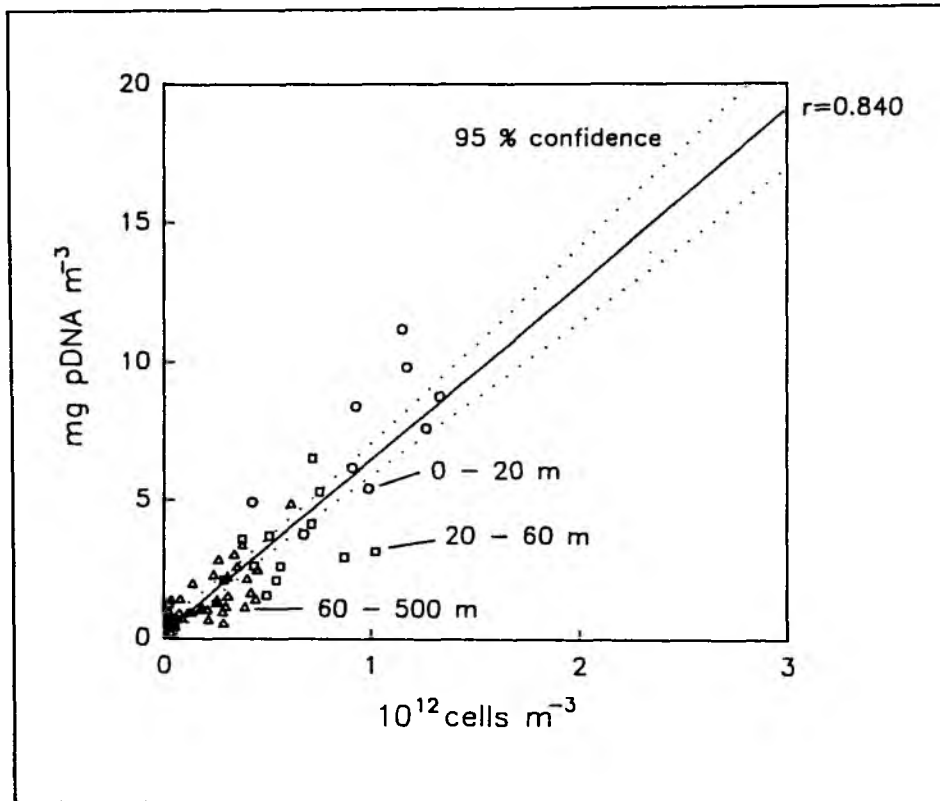


Abb. 3.54: Beziehung der pDNA - Konzentration (mg pDNA m^{-3}) zur Gesamtbakterienzahl (10^{12} Zellen m^{-3}) der Driftgebiete A und B (DEX III und DEX IV) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik.

3.5.1.5. Biologische Struktur des Pelagials

Für diese Betrachtungen erfolgte die Einteilung des Pelagials in den Bereich der homogenen Deckschicht und aufgrund der vorliegenden Datendichte in den darunterliegenden Wasserbereich bis 80 m Tiefe. Für das Untersuchungsgebiet A (zyklonale Driftphase) und Untersuchungsgebiet B fällt der Bereich der unteren Grenze der homogenen Deckschicht mit der 1 % Lichttiefe (ca. 25 - 30 m), ermittelt aus der Secchi - Tiefe nach Parsons et al. (1984), zusammen, wohingegen sich im Untersuchungsgebiet A (antizyklonale Driftphase) die durchmischte Schicht über die 1 % Lichttiefe (25 - 35 m) hinaus bis auf ca. 50 m Wassertiefe erstreckt.

Die Biomasse der Nanoflagellaten wurde von Deckers (1991) mittels Utermöhlzählungen, die keine Zuordnung in einen auto-, mixo- oder heterotrophen Trophiestatus zulassen, ermittelt und wird dementsprechend für die sich anschließende Bilanzierung der Biomasse als Summe aller Nanoflagellaten angesprochen. Nach eigenen Analysen sowie Ergebnissen von Galvao (1991) kann jedoch angenommen

werden, daß der Hauptteil der Nanoflagellatenbiomasse durch eine heterotrophe Ernährungsweise gebildet wird. Wie bereits für die bisher vorgestellten Untersuchungsgebiete erfolgte auch für diesen Abschnitt die Berechnung der Biomasse für die künstliche Fraktion 'Detritus / Zooplankton' durch Differenzbildung aus dem Gesamt - POC - Gehalt zur Summe der Biomasse aller ermittelten Bestandsvariablen, die für diesen Fahrabschnitt ausschließlich auf gemessenen Daten basiert. Die verwendete Datengrundlage bilden die arithmetischen Mittel aller Biomassevariablen, wobei für das Untersuchungsgebiet A eine Differenzierung für die zyklonale und antizyklonale Driftphase erfolgte. Die Daten aus dem hydrographischen Transitionsbereich (8. und 9. Drifttag entspricht 15. und 16. Mai) wurden in dieser Aufteilung nicht berücksichtigt. Um die sich aus der unterschiedlichen hydrographischen Strukturierung der Wassersäule ergebenden, differierenden Tiefenbereiche für die Integration der Bestandsvariablen aufzuheben, wurden die Ergebnisse auf 1 m^3 bezogen. Der Bereich der prozentualen Standardabweichung für die jeweilig integrierten Tiefenintervalle der

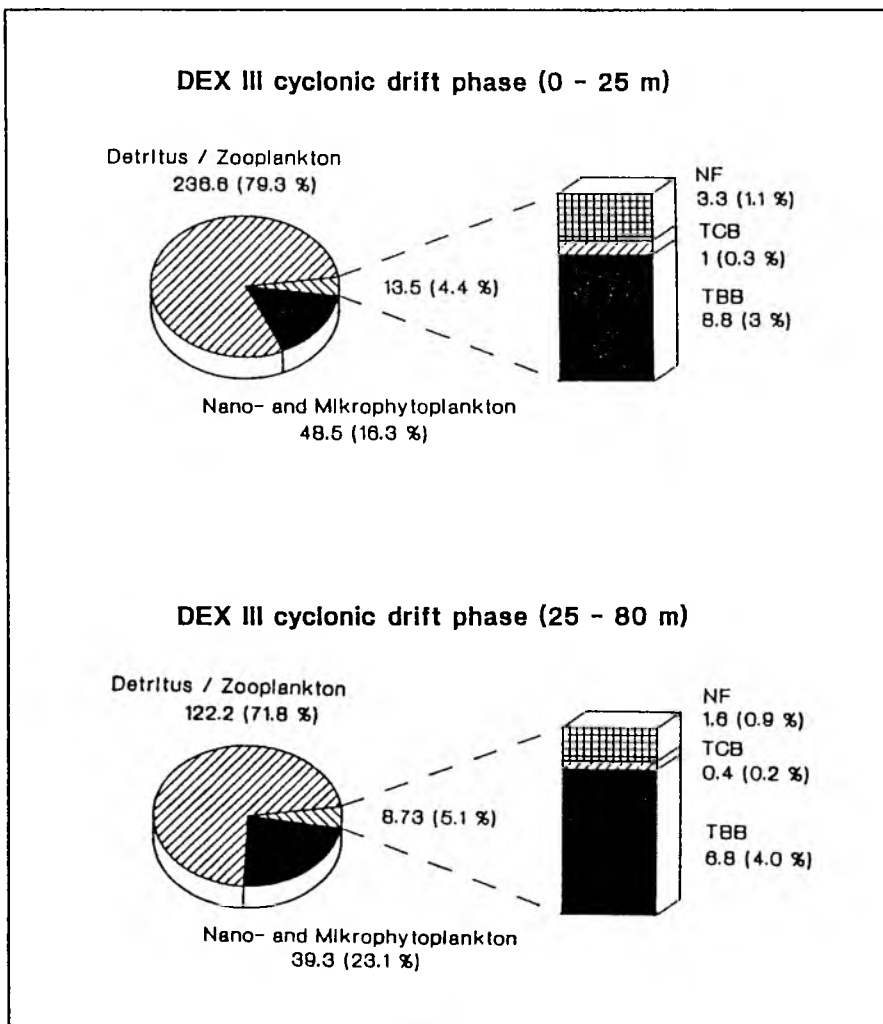


Abb. 3.55: Verteilung der Biomasse (mg C m^{-3}) von Bakterien (TBB), Pikocyanobakterien (TCB), Nanoflagellaten (NF), Mikrophytoplankton, Mikrozooplankton und des biogenen Detritus, integriert über die angegebenen Tiefen und relativiert auf 1 m^3 , im Untersuchungsgebiet A (DEX III; zyklonale Driftphase) während des Fahrabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik.

einzelnen Untersuchungsgebiete umfaßt für den Gesamt - POC - Gehalt 3 - 34 %, für die Bakterienbiomasse 16 - 39 %, für den Phytoplankton- und Pikocyanobakterienkohlenstoff 3 - 77 % und für die Flagellatenbiomasse 27 - 104 %.

Bezüglich des Gesamt - POC - Gehaltes ergeben sich für die homogene Deckschicht und den Wasserbereich unterhalb dieses Wasserkörpers bis in 80 m Wassertiefe zwischen dem Untersuchungsgebiet A während der zyklonalen Driftphase und dem Untersuchungsgebiet B nur geringfügige Unterschiede (siehe auch Kapitel 3.5.1.2.). Im Untersuchungsgebiet A wurden zum Zeitpunkt der antizyklonalen Driftbewegung 19 - 33 % geringere POC - Konzentrationen nachgewiesen. Unterhalb der homogenen Deckschicht bis in 80 m Wassertiefe finden sich, integriert über die Wassersäule, für alle Untersuchungsgebiete übereinstimmend um die Hälfte reduzierte POC - Konzentrationen.

Der Hauptteil des partikulären organischen Kohlenstoffes ist in der künstlichen Fraktion 'Detritus / Zooplankton' festgelegt (Abb. 3. 55, 3.56 und 3. 57), wobei ein prozentualer Anteil am Gesamt - POC - Gehalt von 71,8 - 86,1 % mit den höchsten Werten im Untersuchungsgebiet B erreicht wird. Insgesamt weist diese pelagische Komponente sowohl anteilmäßig an der Gesamt - POC - Konzentration als auch in absoluten Werten die geringsten Fluktuationen in den Untersuchungsgebieten sowie innerhalb der definierten Wasserkörper auf. Entsprechend des POC - Gesamtgehaltes im unteren Wasserkörper (Sprungschicht - 80 m Wassertiefe) erreicht diese Gruppierung bezogen auf die absolute Konzentration lediglich die Hälfte der Oberflächenwerte.

Das Nano- und Mikrophytoplankton fixiert bis auf eine Ausnahme für die homogene Deckschicht im Untersuchungsgebiet A während der antizyklonalen Driftphase den zweithöchsten Anteil des insgesamt vorhandenen partikulären organischen Kohlenstoffes (Abb. 3. 55, 3.56 und 3. 57). Der erreichte prozentuale Anteil bewegt sich zwischen 7,1 und 23,1 %, wobei dieser Fraktion in absoluten Werten betrachtet die größte Bedeutung im Bereich der homogenen Deckschicht zukommt, während gemessen am Gesamt - POC - Gehalt die Region von der Sprungschicht bis 80 m Tiefe eine größere Bedeutung aufzuweisen hat. Im Untersuchungsgebiet A finden sich die höchsten Biomassekonzentrationen zu Beginn des Driftexperimentes ($39,3 - 48,5 \text{ mg C m}^{-3}$), während in der antizyklonalen Driftphase lediglich ein Phytoplanktonkohlenstoffgehalt von $16,2 - 16,7 \text{ mg C m}^{-3}$ bestimmt wurde. Die Biomassewerte des Untersuchungsgebietes B liegen zwischen $16,5$ und $22,3 \text{ mg C m}^{-3}$.

Die verbleibende Gesamtfraktion der Organismen, die sich auf die Biomasse der Bakterien, Pikocyanobakterien und Nanoflagellaten aufteilt, erreicht 4,4 - 9,6 % des Gesamt - POC - Gehaltes bzw. ausgedrückt in absoluten Konzentrationen $8,7 - 18,2 \text{ mg C m}^{-3}$. Mit einem POC - Anteil von 8,0 - 9,6 % erlangt diese Gruppe ihre größte Bedeutung in der antizyklonalen hydrographischen Struktur des Untersuchungsgebietes A, während sie in der zyklonalen Wasserstruktur des gleichen Untersuchungsgebietes mit 4,4 - 5,1 % den geringsten Beitrag zum Gesamt - POC - Gehalt beisteuert (Abb. 3. 55, 3.56 und 3. 57).

Innerhalb dieser Gruppierung stellt die Biomasse der Bakterien sowohl in der absoluten ($8,1 - 15,0 \text{ mg C m}^{-3}$) als auch in der relativen Konzentration ($3,0 - 7,8 \%$) die Hauptkomponente dar, während die Biomasse der Nanoflagellaten ($1,1 - 3,3 \text{ mg C m}^{-3}$ bzw. $0,7 - 1,1 \%$) und Pikocyanobakterien ($0,4 - 1,9 \text{ mg C m}^{-3}$ bzw. $0,2 - 0,8 \%$) in allen Untersuchungsgebieten eher eine untergeordnete Rolle spielt.

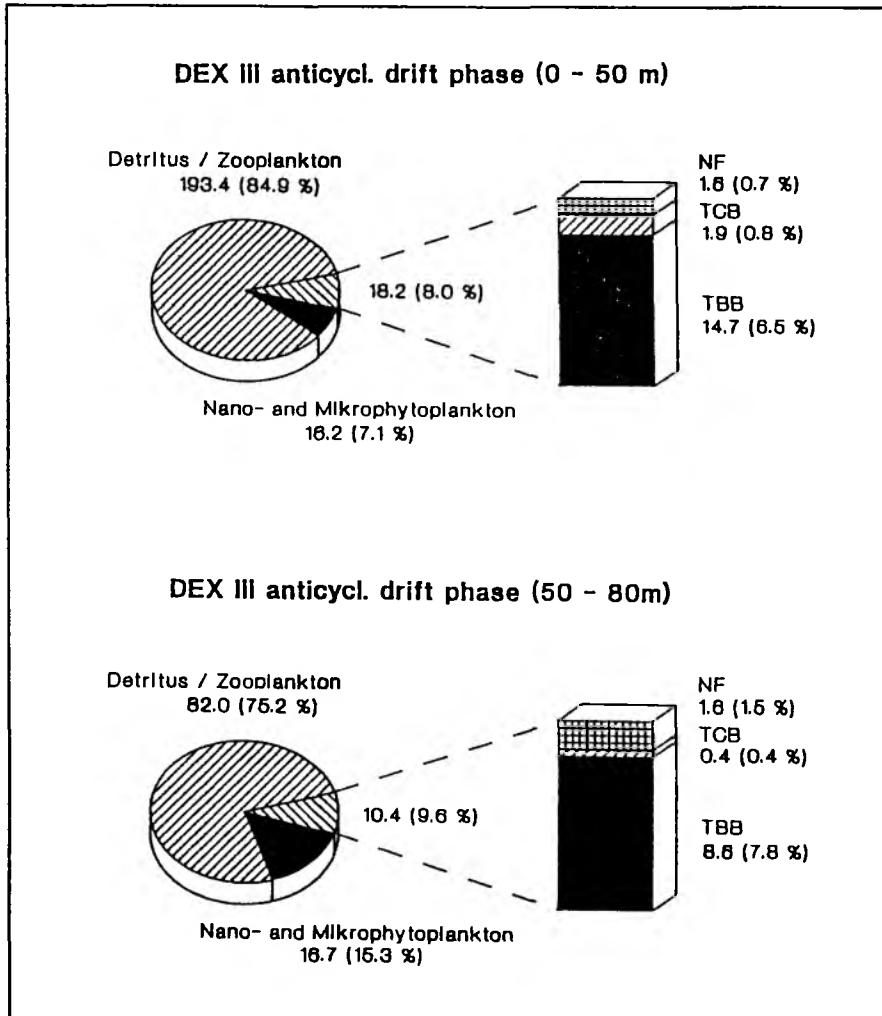


Abb. 3.56: Verteilung der Biomasse (mg C m^{-3}) von Bakterien (TBB), Pikocyanobakterien (TCB), Nanoflagellaten (NF), Mikrophytoplankton, Mikrozooplankton und des biogenen Detritus, integriert über die angegebenen Tiefen und relativiert auf 1 m^3 , im Untersuchungsgebiet A (DEX III; antizyklonale Driftphase) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik.

Entsprechend der Bedeutung der gesamten Organismengruppe erreichen diese Einzelkomponenten den größten Anteil am Gesamt - POC - Gehalt in der antizyklonalen Wasserstruktur des Driftgebietes A, wohingegen in der zyklonalen Phase des gleichen Driftexperimentes das geringste Kontingent an partikulärem organischem Kohlenstoffgehalt in der Wassersäule zu verzeichnen ist. Die Maxima der Biomasseverteilung für diese Organismengruppen befinden sich stets innerhalb der homogenen Deckschicht; der prozentuale Anteil der Bakterien- und Nanoflagellatenbiomasse ist jedoch mit einer Ausnahme für die Nanoflagellatenbiomasse

während der ersten Driftphase im Untersuchungsgebiet A im darunterliegenden Wasserkörper anzutreffen.

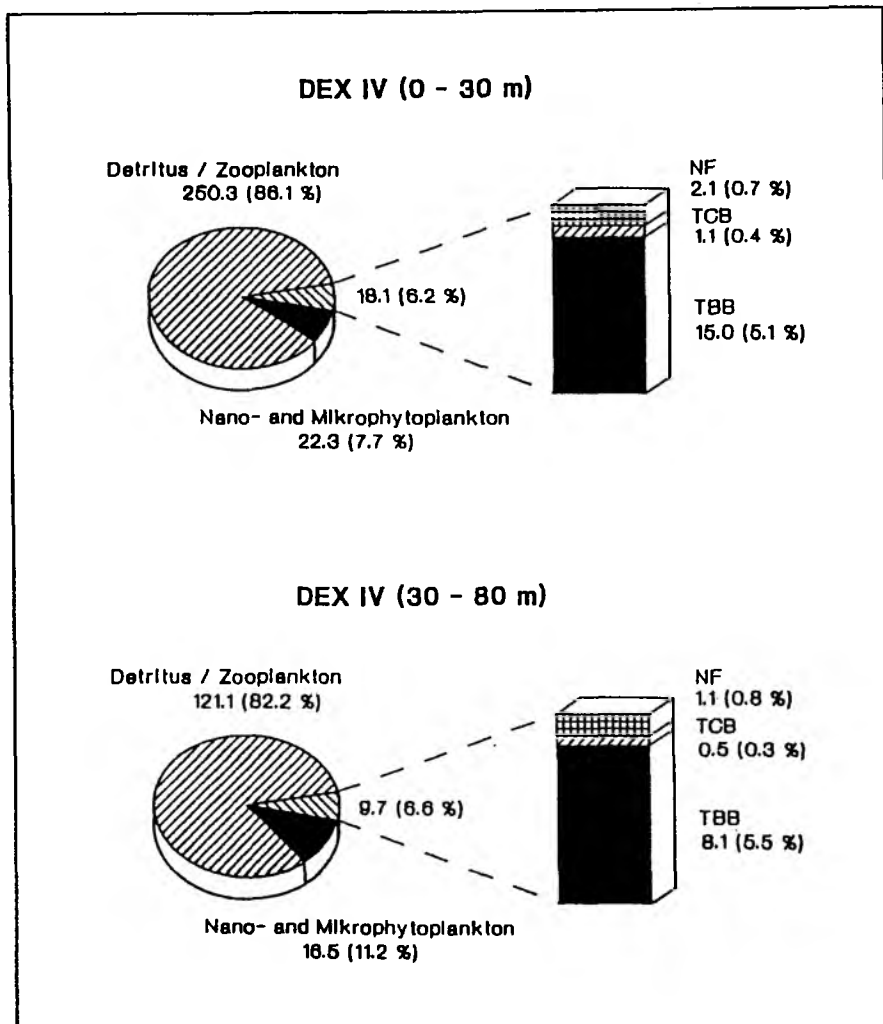


Abb. 3.57: Verteilung der Biomasse (mg C m⁻³) von Bakterien (TBB), Pikocyanobakterien (TCB), Nanoflagellaten (NF), Mikrophytoplankton, Mikrozooplankton und des biogenen Detritus, integriert über die angegebenen Tiefen und relativiert auf 1 m³, im Untersuchungsgebiet B (DEX IV) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik.

Die für diese Untersuchungsgebiete bestimmten und über die gesamte euphotische Zone integrierten Netto - Primärproduktionsraten (Daten von C. Stienen) wurden zusammen mit den Produktionsanteilen unterhalb der 1 % Lichttiefe, da diese nur einen geringen Prozentsatz ausmachen (Stienen, pers. Mitteilung) relativ auf 1 m³ auf die jeweilige Ausdehnung der homogenen Deckschicht berechnet. Für die zweite Phase des Driftexperimentes im Untersuchungsgebiet A stimmt die Ausdehnung der homogenen Deckschicht mit dem Bereich, in dem eine Netto - Primärproduktionsrate gemessen werden konnte, gut überein, so daß in diesem Fall von keiner Überschätzung des Primärproduktionsanteils in der homogenen Deckschicht auszugehen ist.

Neben einer hohen Phytoplanktonkohlenstoffkonzentration in der homogenen Deckschicht zu Beginn des Driftexperimentes im Untersuchungsgebiet A konnte im gleichen Zeitraum und Untersuchungsgebiet auch eine hohe Netto - Primärproduktionsrate ($29,7 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) gemessen werden. Analog dazu fallen die geringsten autotrophen Netto - Primärproduktionsraten ($13,1 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) mit der für die antizyklonale Phase des Driftexperimentes ermittelten niedrigsten Phytoplanktonbiomasse zusammen. Bezogen auf den Gesamt - POC - Gehalt in diesem Bereich der Wasseräule erreicht der prozentuale Anteil der autotrophen Prozesse zur primären Bildung biogener Partikel zwischen 5,8 (Untersuchungsgebiet A, antizyklonale Driftphase), 7,5 (Untersuchungsgebiet B) und 10,0 % (Untersuchungsgebiet A, zyklonale Driftphase) pro Tag.

Im Vergleich zu den Netto - Primärproduktionsraten erreicht die mikrobielle Netto - Sekundärproduktion in der homogenen Deckschicht mit $0,9 - 1,0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ und unterhalb der Sprungschicht bis in 80 m mit $0,2 - 0,4 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ deutlich geringere Produktionsraten (Tab. 3.6). Für die erste Phase des Driftexperimentes im Untersuchungsgebiet A liegen keine mikrobiellen Produktionsdaten vor. Der prozentuale Anteil der bakteriellen Netto - Sekundärproduktion am Gesamt - POC - Gehalt als Index der mikrobiellen Produktionsaktivität erreicht für die berechneten Wasserkörper mit 0,2 - 0,4 % pro Tag entsprechend niedrige Werte.

Tab. 3.6: Integrierte mikrobielle Netto - Sekundärproduktion ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) = BP und integrierte Netto - Primärproduktion ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) = PP, relativiert auf 1 m^3 , und ihr prozentualer Anteil = BP % bzw. PP % am Gesamt - POC - Gehalt im Untersuchungsgebiet A (DEX III) zum Zeitpunkt der zyklonalen (Zykl.) und antizyklonalen (Antizykl.) Driftphase und im Untersuchungsgebiet B (DEX IV) während des Fahrtabschnittes M 10 / 2 im Nordostatlantik.

Untersuchungsgebiet	Tiefenbereich	BP	PP	BP %	PP %
DEX III Zykl.	0 - 25 m	-	29,7	-	10,0
	25 - 80 m	-	-	-	-
DEX III Antizykl.	0 - 50 m	0,9	13,1	0,4	5,8
	50 - 80 m	0,2	-	0,2	-
DEX IV	0 - 30 m	1,0	21,8	0,3	7,5
	30 - 50 m	0,4	-	0,2	-

3.5.2. Fahrtabschnitt M 10 / 4

Während des Fahrtabschnittes M 10 / 4 im Nordostatlantik wurden die Untersuchungsgebiete A und B (Abb. 2.4) von Nord nach Süd aufgesucht. Da an diesem Fahrtabschnitt chemische und planktologische Arbeitsgruppen nicht teilgenommen haben, stehen entsprechende Daten für diesen Fahrtabschnitt nicht zur Verfügung. Ein weiterer Unterschied zum Fahrtabschnitt M 10 / 2 ergibt sich aus der Tatsache, daß die Probennahme nach dem *Euler'schen Prinzip* durchgeführt werden mußte, da kein Driftsystem eingesetzt werden konnte. Dementsprechend soll in diesem Kapitel neben der Darstellung der mikrobiologischen Ergebnisse ein Vergleich mit den vom Fahrtabschnitt M 10 / 2 gewonnenen mikrobiologischen Daten bezüglich der Größenordnung und dem saisonalen Aspekt erfolgen, da die Untersuchungsgebiete sich nun in einer Sommersituation befanden.

3.5.2.1. Hydrographie

Für die drei angelaufenen Stationen 726, 744 und 771 im Untersuchungsgebiet B läßt sich eine schwache thermische Stratifizierung der Wassersäule in 11 m (Station 726), 40 m (Station 744) und 20 m (Station 771) erkennen (Abb. 3.58: I). Die Oberflächentemperaturen liegen zwischen 11,9 und 12,2 °C, was einem Temperaturanstieg gegenüber dem Fahrabschnitt M 10/2 von ca. 2,0 °C entspricht. Unterhalb der thermischen Sprungschicht konnten bis in 500 m Wassertiefe noch Wassertemperaturen von 8,0 - 10,6 °C gemessen werden.

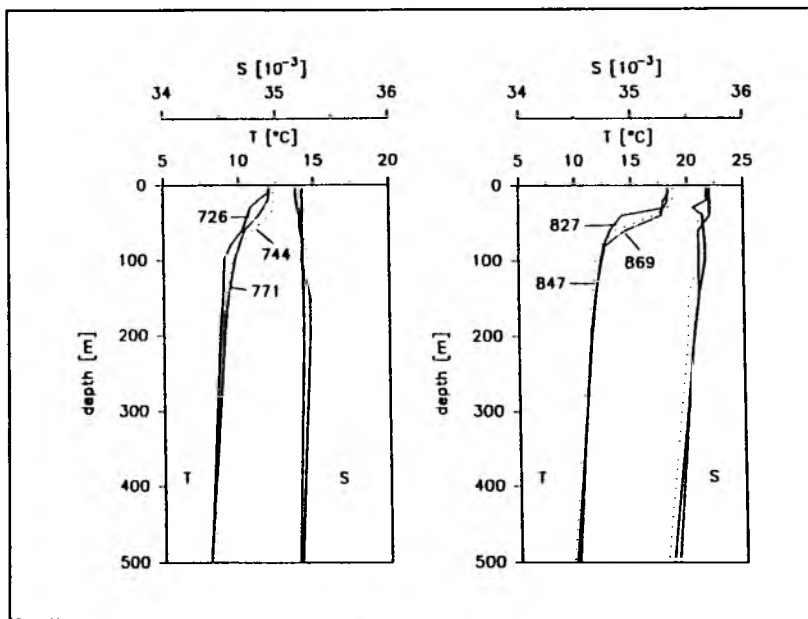


Abb. 3.58: Temperatur (°C) und Salzgehalt (10⁻³) der Stationen 726, 744 und 771 im Untersuchungsgebiet B (I) und der Stationen 827, 847 und 869 im Untersuchungsgebiet A (II) während des Fahrabschnittes M 10 / 4 im Nordostatlantik.

Die hydrographischen Bedingungen der Stationen 827, 847 und 869 im Untersuchungsgebiet A unterscheiden sich deutlich von denen des Untersuchungsgebietes B (Abb. 3.58: II). Für die Stationen 827 und 847 läßt sich eine starke thermische Schichtung des Wasserkörpers in 30 m Wassertiefe erkennen; für die Station 869 findet sich eine sekundäre thermische Sprungschicht in 20 m Wassertiefe, während sich in ca. 50 m mit einem ebenfalls ausgeprägten Gradienten die primäre thermische Sprungschicht befindet. Die Oberflächentemperaturen liegen für dieses Untersuchungsgebiet zwischen 18,1 und 18,3 °C, und der Temperaturbereich unterhalb der Thermokline erstreckt sich von 8,0 - 14,5 °C. Im Vergleich zum Fahrabschnitt M 10/2 ergibt sich somit für den Oberflächenbereich ein Temperaturanstieg von ca. 5,0 °C, wohingegen für die Region unterhalb der Sprungschicht nur ein geringfügiger Anstieg der Wassertemperatur (ca. 2,0 °C) zu verzeichnen ist.

Die Salinität im Untersuchungsgebiet B liegt zwischen $35,18$ und $35,24 \cdot 10^{-3}$ (Abb. 3.58: I) und zeigt somit geringe Unterschiede zu den Meßwerten des Fahrabschnittes M 10 / 2 im gleichen Untersuchungsgebiet. Höhere Salinitäten wurden mit $35,68 - 35,74 \cdot 10^{-3}$ im Oberflächenbereich der Wassersäule (Abb. 3.58: II) im Untersuchungsgebiet A gemessen und entsprechen somit ebenfalls Meßwerten, die während des Fahrabschnittes M 10 / 2 ermittelt wurden. In diesem Untersuchungsgebiet erfolgt im Gegensatz zum Untersuchungsgebiet B ein Absinken des Salzgehaltes bis in 500 m Wassertiefe um im Mittel $0,30 \cdot 10^{-3}$.

3.5.2.2. Mikrobiologische Bestandsvariablen

Aufgrund der *Euler'schen* Probennahmestrategie kann a priori für die einzelnen Stationen der in A und B eingeteilten Untersuchungsgebiete die Interpretation der Meßergebnisse nicht im Sinne einer biologischen Sukzession erfolgen. Dementsprechend sind die z. T. voneinander abweichenden Vertikalmuster der einzelnen Variablen in den folgenden Abbildungen (3. 59 und 3.60) eher als Ausdruck der physikochemischen und der daraus resultierenden biologischen Heterogenität innerhalb der über die Position definierten Untersuchungsgebiete zu werten.

Die Ergebnisse der Pikocyanobakterienabundanz und -biomasse weisen im Vergleich zum 2. Fahrabschnitt der 10. METEOR - Reise meist höhere Werte im Oberflächenbereich des Wasserkörpers auf. Im Untersuchungsgebiet B (Abb. 3. 59) erreicht die Pikocyanobakterienabundanz maximal $102,4 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $19,4 \text{ mg C } m^{-3}$ (Umrechnungsfaktor: Zellzahl zu Biomasse = Zellzahl ohne Zehnerpotenz $\cdot 0,19 [\text{mg C } m^{-3}]$), was gegenüber den Ergebnissen des Fahrabschnittes M 10 / 2 einer Steigerung um maximal den Faktor 5,5 entspricht. Die Maximalwerte der Pikocyanobakterienzählungen für das Untersuchungsgebiet A (Abb. 3. 60) bewegen sich zwischen $20,5$ und $50,1 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $3,9$ und $9,5 \text{ mg C } m^{-3}$, was im Vergleich zum Fahrabschnitt M 10 / 2 einen Abundanzzuwachs um den Faktor 1,7 ergibt.

Analog zum Fahrabschnitt M 10 / 2 zeigt die Vertikalverteilung der Pikocyanobakterienabundanz eine deutliche Beziehung zum Oberflächenbereich der Wassersäule. Innerhalb der homogenen Deckschicht ist auch für diesen Untersuchungszeitraum eine ausgeprägte Abnahme der Zellzahlen festzustellen.

Die Maxima der Bakterienzahlen für das Untersuchungsgebiet B bewegen sich in der euphotischen Zone zwischen $1,38$ und $2,70 \cdot 10^{12}$ Bakterienzellen m^{-3} und für das Untersuchungsgebiet A zwischen $1,47 - 1,87 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} (Abb. 3. 59 und 3. 60). Diese Werte liegen im Durchschnitt um 61 bzw. 88 % höher als die entsprechenden Werte des 2. Fahrabschnittes. Das vertikale Verteilungsmuster der Bakterienabundanz entspricht der Zonierung, die bereits für den 2. Fahrabschnitt ermittelt wurde, wobei die Bakteriendichte der beiden Fahrabschnitte im tieferen Bereich der Wassersäule (100 - 500 m) vergleichbar ist.

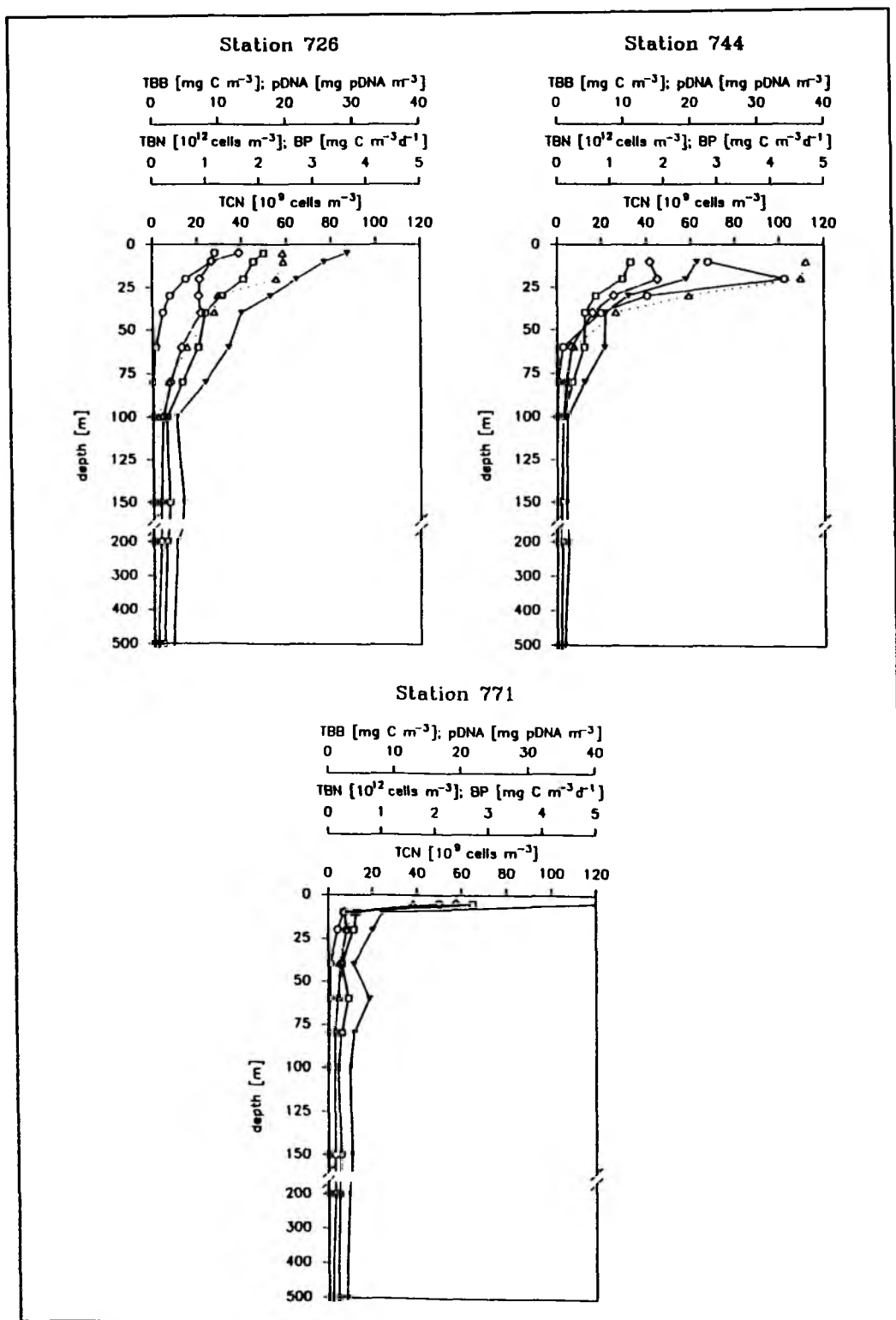


Abb. 3. 59: Pikocyanobakterienzahl (TCN = ○), Pikocyanobakterienbiomasse (Zellzahl ohne Zehnerpotenz · 0,19 [mg C m⁻³]), Bakterienzellzahl (TBN = □), bakterielle Biomasse (TBB = ▼), mikrobielle Netto-Sekundärproduktion (BP = △) und pDNA-Konzentration (pDNA = ◇) der Stationen 726, 744 und 771 im Untersuchungsgebiet B während des Fahrtabschnittes M 10 / 4 im Nordostatlantik.

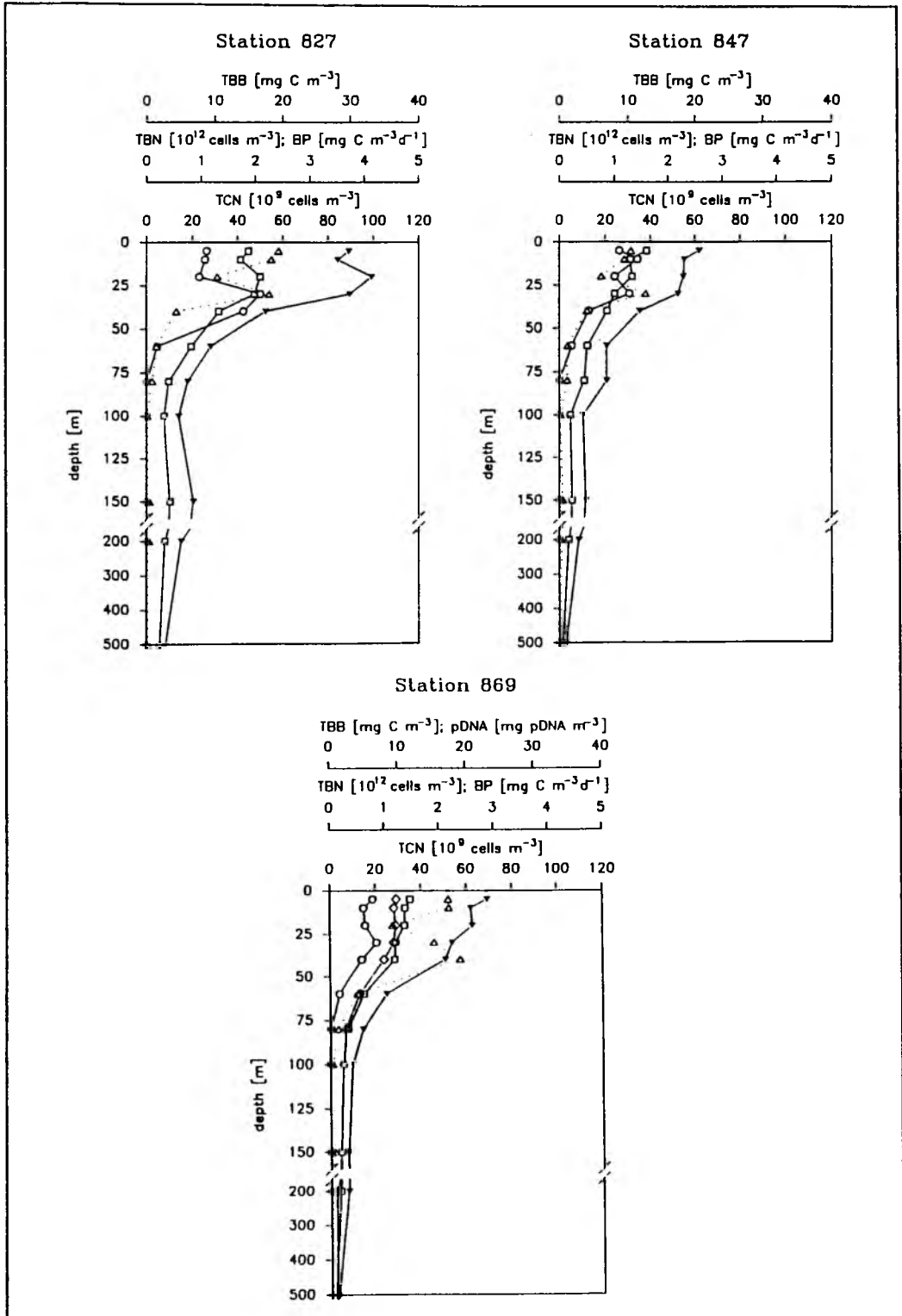


Abb. 3. 60: Pikocyanobakterienzellzahl (TCN = \circ), Pikocyanobakterienbiomasse (Zellzahl ohne Zehnerpotenz $\cdot 0,19 [\text{mg C m}^{-3}]$), Bakterienzellzahl (TBN = \square), bakterielle Biomasse (TBB = \blacktriangledown), mikrobielle Netto-Sekundärproduktion (BP = \triangle) und pDNA-Konzentration (pDNA = \diamond) der Stationen 827, 847 und 869 im Untersuchungsgebiet A während des Fahrtabschnittes M 10 / 4 im Nordostatlantik.

Die Verteilung der Bakterienbiomasse folgt weitestgehend der Vertikalverteilung der Bakterienabundanz. Dementsprechend finden sich die Biomassemaxima ebenfalls im oberen Bereich der homogenen Deckschicht (5 - 10 m), wobei den Konzentrationsmaxima von 21,0 - 39,7 mg C m⁻³ für das Untersuchungsgebiet B die Höchstwerte von 20,6 - 29,8 mg C m⁻³ des Untersuchungsgebietes A gegenüberstehen. Bezogen auf die Maximalwerte der Bakterienbiomasse ergeben sich somit für beide Fahrabschnitte keine großen Unterschiede. Der Vergleich der mikrobiellen Biomasse, integriert über die Wassersäule bis 500 m Tiefe, ergibt für das Untersuchungsgebiet A mit im Mittel 2,5 g C m⁻² eine etwas höhere Konzentration als für das Untersuchungsgebiet B, für das 2,1 g C m⁻² ermittelt wurden. Die korrespondierenden Werte für den Fahrabschnitt M 10/2 liegen für das Untersuchungsgebiet A während der zyklonalen Driftphase bei 1,3 g C m⁻², während der antizyklonalen Driftbewegung bei 3,1 g C m⁻² und für das Untersuchungsgebiet B um 2,2 g C m⁻².

3.5.2.3. Produktivität des Bakterioplanktons

Die Amplituden der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktionsraten innerhalb der homogenen Deckschicht der Wassersäule erreichen im Untersuchungsgebiet B maximal 4,7 mg C m⁻³ d⁻¹ und im Untersuchungsgebiet A maximal 2,4 mg C m⁻³ d⁻¹. Im Vergleich zum 2. Fahrabschnitt ergeben sich bezüglich der Maximalwerte somit keine wesentlichen Unterschiede für diese Produktionsvariable. In der vertikalen Verteilung weist die mikrobielle Produktivität mit Ausnahme der Station 869, die in 40 m die maximale bakterielle Netto - Sekundärproduktion erreicht, die höchsten Werte im Bereich von 5 - 10 m Wassertiefe auf. Für das Untersuchungsgebiet B läßt sich unterhalb der Maxima eine deutliche Abnahme der Produktionswerte erkennen (Abb. 3. 59), wohingegen für das Untersuchungsgebiet A zwischen 30 und 40 m ein sekundäres Maximum (primäres Maximum der Station 869 s. o.) zu verzeichnen ist. Ab 100 - 500 m Wassertiefe erfolgt nur noch ein geringfügiger Abfall der mikrobiellen Produktivität, die in diesem Wasserbereich zwischen 0,014 und 0,108 mg C m⁻³ d⁻¹ liegt.

In der Tabelle 3. 7 sind für beide Fahrabschnitte die Relationen der mikrobiellen Produktionsraten - aufgeschlüsselt in den Bereich der homogenen Deckschicht und den darunterliegenden Wasserkörper bis 500 m Wassertiefe - bezogen auf 1 m³ dargestellt. Um ein relatives Maß der Produktionsverhältnisse für die homogene Deckschicht zur oligophotischen Zone zu erhalten, wurde zusätzlich eine Quotientenbildung aus beiden Tiefenhorizonten durchgeführt, die ein Vielfaches der Produktionsraten innerhalb der homogenen Deckschicht im Vergleich zum oligophotischen Bereich anzeigt. Insgesamt wurde eine Variationsbreite der relativen Produktionsbeziehungen von 3,5 bis 50,0 ermittelt, die eine große Abhängigkeit der mikrobiellen Produktionsaktivität von abiotischen und biotischen Rahmenbedingungen anzeigt. Deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Fahrabschnitten existieren für das Untersuchungsgebiet B, für das die Produktivität der homogenen Deckschicht gegenüber der oligophotischen Zone um mehr als das Doppelte höher liegt. Für das Untersuchungsgebiet A zeigt sich ebenfalls, wenn auch nicht so ausgeprägt, für den 4. Fahrabschnitt ein höherer Quotient für die mikrobielle Netto - Sekundärproduktion im Oberflächenbereich der Wassersäule.

Tab. 3. 7: Integrierte mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion innerhalb der homogenen Deckschicht (HD abs.: Homogene Deckschicht) zum darunterliegenden Wasserkörper bis in 500 m Wassertiefe (TW abs.: Tiefenwasser) in $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und - bezogen auf 1 m^3 (HD bzw. TW) - in $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ sowie relatives Verhältnis (RV) beider Tiefenhorizonte (HD zu TW) der Fahrabschnitte M 10 / 2 und M 10 / 4 in den Untersuchungsgebieten A (A) und B (B) im Nordostatlantik. Tiefe HD und Tiefe TW geben die vertikale Ausdehnung der definierten Wasserkörper in Metern an.

	M 10 / 2						M 10 / 4					
	A		B				B			A		
Station	488	493	563	567	572	594	726	744	771	827	847	869
Tiefe HD	0- 50	0- 50	0- 30	0- 30	0- 30	0- 30	0- 11	0- 40	0- 20	0- 30	0- 30	0- 20
Tiefe TW	50-500	50-500	30-500	30-500	30-500	30-500	11-500	40-500	20-500	30-500	30-500	20-500
HD abs.	55,9	37,0	11,7	14,2	24,3	70,1	26,8	146,0	17,4	59,4	34,1	38,4
TW abs.	44,3	33,1	52,5	37,9	87,3	187,8	106,5	33,6	33,6	39,9	36,6	92,3
HD	1,120	0,740	0,392	0,474	0,810	2,336	2,434	3,650	0,872	1,981	1,135	1,922
TW	0,098	0,074	0,112	0,081	0,186	0,399	0,218	0,073	0,070	0,085	0,078	0,192
RV	11,43	10,00	3,50	5,85	4,36	5,85	11,16	50,00	12,46	23,31	14,55	10,01

3.5.2.4. pDNA - Messungen

Der pDNA - Gehalt als vor allem zellzahlabhängige Variable zeigt (Ausnahme: Station 827 und 847, für die keine pDNA - Messungen durchgeführt wurden) für den Oberflächenbereich der Wassersäule die höchsten Konzentrationen (Abb. 3. 59 und 3. 60). Für die Maximalwerte der Vertikalverteilung wurde eine Variationsbreite von 9,7 bis $19,2 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ ermittelt. Im Vergleich zum 2. Fahrabschnitt, für den maximale pDNA - Konzentrationen von $4,1 - 11,2 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ bestimmt wurden, ergibt sich somit ein um den Faktor 2 erhöhter pDNA - Gehalt für den Fahrabschnitt M 10 / 4, was in guter Übereinstimmung mit den um 61 - 88 % erhöhten Bakterienzellzahlen dieses Fahrabschnittes steht.

Im Vertikalprofil läßt sich außer für die Station 869 bereits ein deutlicher Rückgang der pDNA - Konzentration innerhalb der homogenen Deckschicht beobachten (Abb. 3.59). Die geringen Unterschiede in den pDNA - Konzentrationen der Station 869 ($7,9 - 9,7 \text{ mg pDNA m}^{-3}$) im oberen Bereich der Wassersäule (5 - 40 m) lassen sich kausal mit einer analog verlaufenden geringen Bakterienabundanzänderung in diesem Wasserbereich ($1,2 - 1,5 \cdot 10^{12} \text{ Zellen m}^{-3}$) in Zusammenhang bringen. Ab einer Wassertiefe von ca. 100 m sinken die pDNA - Konzentrationen nur noch geringfügig bis auf 500 m ab, wo in großer Übereinstimmung für alle Stationen Konzentrationen von $0,6 - 0,8 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ vorgefunden wurden.

Die Untersuchung des pDNA - Gehaltes als Funktion pelagischer Größenstrukturen wurde im Untersuchungsgebiet A für die Station 872 durchgeführt (Abb. 3. 61). Der größte Anteil der pDNA - Konzentration befindet sich in der Größenklasse $\geq 0,2 - < 0,6 \mu\text{m}$, wobei mit einer Ausnahme in 30 m Wassertiefe (39,6 %) 58,7 - 69,1 % des pDNA - Gesamtgehaltes dieser Fraktion zuzuordnen sind. Eine vergleichbare Quote für diese Größenfraktion (37,5 - 75,9 %) wurde lediglich mit dem

Fraktionierungsexperiment für die Station 599 während des 2. Fahrtabschnittes bestimmt. Für die Größenklassen $\geq 0,6 - < 1 \mu\text{m}$, $\geq 1 - < 3 \mu\text{m}$ und $\geq 3 - < 8 \mu\text{m}$ werden maximale prozentuale Anteile um 20 % nur in 30 bzw. 50 m erreicht. Auf die verbleibenden Größenfraktionen ($\geq 8 - 10 \mu\text{m}$ und $\geq 10 \mu\text{m}$) als Träger partikulärer DNA entfallen mit 0,7 - 6,8 bzw. 4,9 - 9,7 % verhältnismäßig geringe prozentuale Anteile.

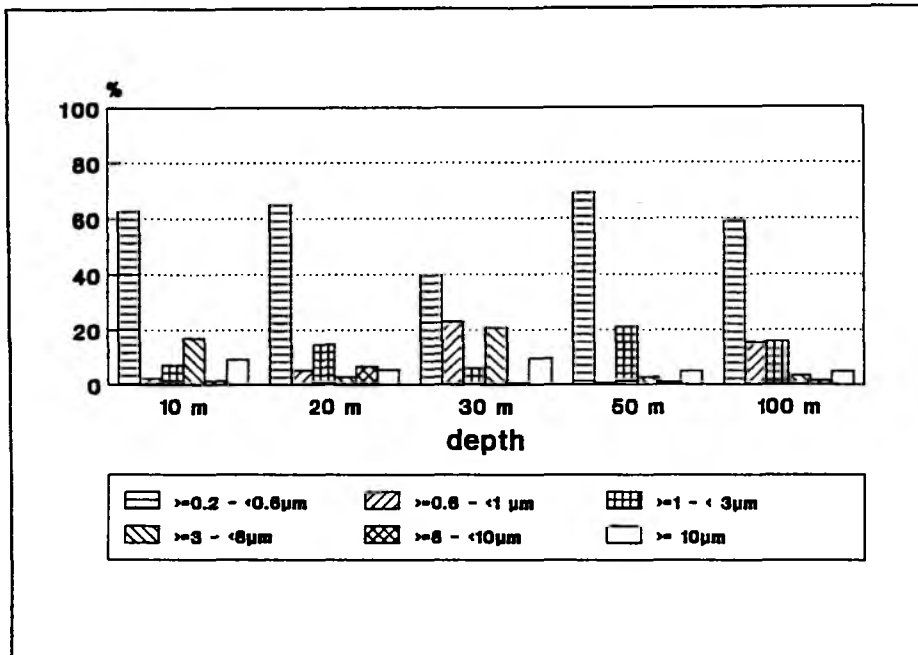


Abb. 3. 61: Prozentuale Verteilung der pDNA - Konzentration auf unterschiedliche Größenklassen an der Station 872 im Untersuchungsgebiet A während des Fahrtabschnittes M 10 / 4 im Nordostatlantik.

Die sich aus den Meßergebnissen ergebende Korrelation des pDNA - Gehaltes zur Bakterienabundanz ist in der Abbildung 3. 62 dargestellt. Von allen in dieser Studie bisher durchgeführten Korrelationen wurde mit einem Korrelationskoeffizient von $r = 0,922$ die deutlichste Abhängigkeit beider Variablen voneinander ermittelt. Die zusätzliche Unterteilung der Meßwerte in 3 Tiefenbereiche weist besonders für den Tiefenhorizont 30 - 80 m mit $r = 0,936$ auf eine hohe Abhängigkeit des pDNA - Gehaltes von der Bakterienzellzahl hin. Für die anderen Bereiche der Wassersäule konnten lediglich Korrelationskoeffizienten von $r = 0,746$ (0 - 30 m) und $r = 0,680$ (60 - 500 m) berechnet werden. Analog zu den bisher ermittelten Korrelationen der pDNA - Konzentration zur Bakterienabundanz ergibt sich aus der Regressionsgleichung $y = 6,766x - 0,076$ ein negativer Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der Ordinate, während aufgrund des 95 %igen Konfidenzintervalles ein positiver Ordinatenabschnitt möglich ist.

Während des Fahrtabschnittes M 10 / 4 wurden auf sieben zusätzlichen Stationen (Untersuchungsgebiet B: 716, 766, 779; Untersuchungsgebiet A: 826, 829, 848, 853) Proben für die Analyse der Bakterienabundanz (K. Lochte, pers. Mitteilung) und pDNA - Konzentration aus dem Wasserbereich von 500 m bis 5 m über dem Sediment entnommen. Für die Zellzahlen aus diesem Teil der Wassersäule, deren absolute Tiefen zwischen

2870 m (Untersuchungsgebiet B) und 4572 m (Untersuchungsgebiet A) liegen, ergeben sich zwischen dem Untersuchungsgebiet B mit Abundanzen von $0,005 - 0,028 \cdot 10^{12}$ Bakterienzellen m^{-3} (Mittelwert = $0,017 \pm 0,005$) und dem Untersuchungsgebiet A mit $0,008 - 0,040 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} (Mittelwert = $0,022 \pm 0,007$) bezogen auf die Variationsbreite nur geringe Unterschiede. Die dazu korrespondierenden pDNA - Konzentrationen erreichen in der Untersuchungsregion B mit $0,155 - 0,620$ mg pDNA m^{-3} (Mittelwert = $0,255 \pm 0,109$) und in der Untersuchungsregion A mit $0,019 - 0,395$ mg pDNA m^{-3} (Mittelwert = $0,125 \pm 0,079$) ebenfalls nur eine niedrige Variationsbreite.

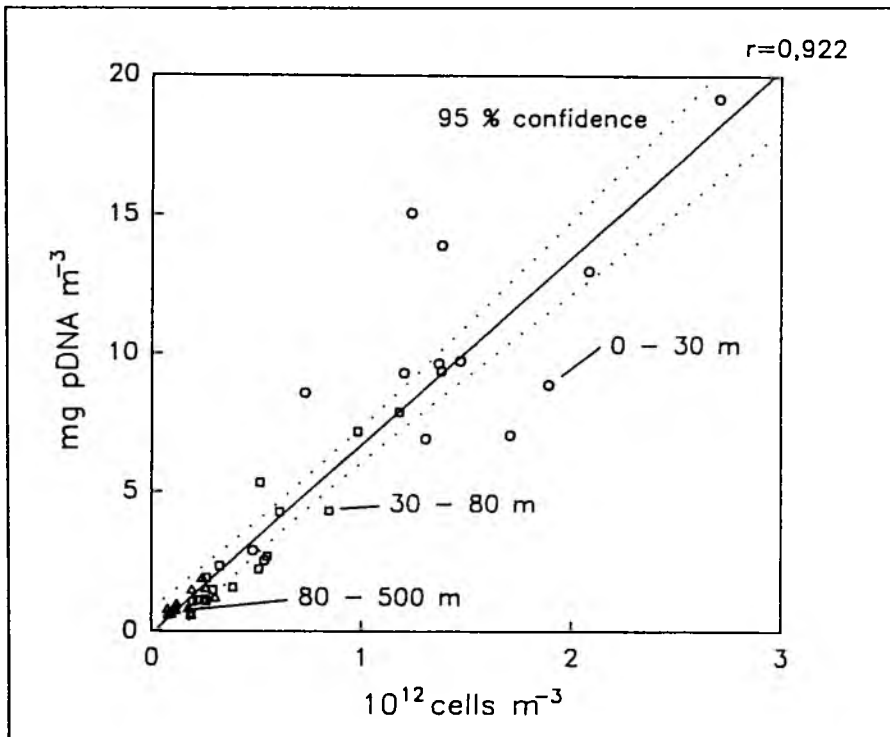


Abb. 3. 62: Beziehung der pDNA - Konzentration (mg pDNA m^{-3}) zur Gesamtbakterienzahl (10^{12} Zellen m^{-3}) der Untersuchungsgebiete A und B während des Fahrtabschnittes M 10 / 4 im Nordostatlantik.

Die Ergebnisse für beide Untersuchungsgebiete weisen somit deutliche regionale Unterschiede sowie gegensätzliche Resultate auf, die sich für das Untersuchungsgebiet B im Vergleich zum Untersuchungsgebiet A in einer um 33 % geringeren mittleren bakteriellen Abundanz und einem um 50 % höheren mittleren pDNA - Gehalt manifestieren. Dieser Sachverhalt spiegelt sich auch in der Beziehung der Bakterienzellzahl zum pDNA - Gehalt wider, die sich neben einem niedrigen Korrelationskoeffizienten zusätzlich auch in einer voneinander deutlich abweichenden Steigung der Regressionsgeraden (Abb. 3. 63) ausgedrückt (Untersuchungsgebiet B: $y = 11,526x + 0,059$, $r = 0,476$; Untersuchungsgebiet A: $y = 2,715x + 0,066$, $r = 0,251$). Für den Tiefseebereich, vor allem für das Untersuchungsgebiet A, ergibt sich durch die Bewertung des Korrelationskoeffizienten kein formaler Zusammenhang zwischen der Zellzahl der Bakterien und dem vorgefundenen pDNA - Gehalt.

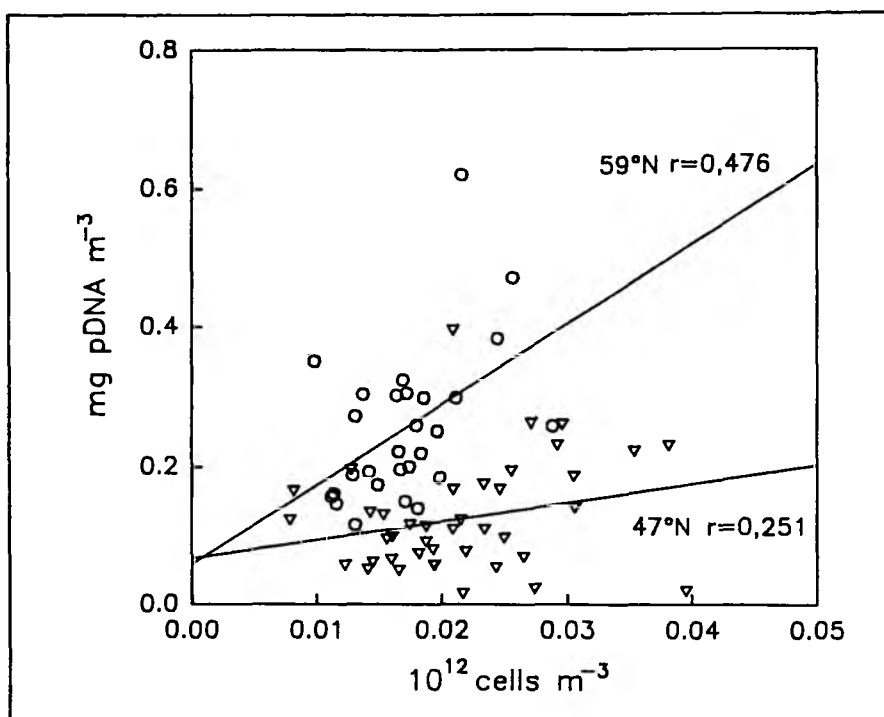


Abb. 3. 63: Beziehung der pDNA - Konzentration (mg pDNA m⁻³) zur Gesamtbakterienzahl (10¹² Zellen m⁻³) aus Tiefseeproben (2000 - 4570 m) der Untersuchungsgebiete A und B während des Fahrtabschnittes M 10 / 4 im Nordostatlantik.

3.6. Beziehungen der pDNA - Konzentration zu biologischen Variablen

Der Gehalt an pDNA im Meerwasser erweist sich primär als eine Funktion der vorhandenen Gesamtzellzahl, wobei auch die Anzahl der organismusbildenden Zellen der Metazoen zu berücksichtigen ist. Eine weitere Abhängigkeit der pDNA - Gesamtkonzentration ergibt sich aus der Genomgröße pro Zelle, die abhängig ist vom für die Zelle zu bewahrenden Informationsumfang und von der Anzahl und dem Grad repetitiver Sequenzen. In den Kapiteln 3.2.4., 3.3.4., 3.4.4., 3.5.1.4., 3.5.2.4. wurden bereits Ergebnisse vorgestellt, die die Konzentrierung des marinen pDNA - Gehaltes in der Größenklasse $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$, die überwiegend von Bakterien dominiert wird, dokumentieren. In den meisten Fällen konnte ein hoher Korrelationskoeffizient mit der Bakterienabundanz demonstriert werden.

Dieser Sachverhalt soll durch die Abbildung 3. 64 verdeutlicht werden, in der die gemittelten prozentualen Anteile aller in dieser Studie erfaßten Organismengruppen für die Untersuchungsgebiete Kieler Bucht und

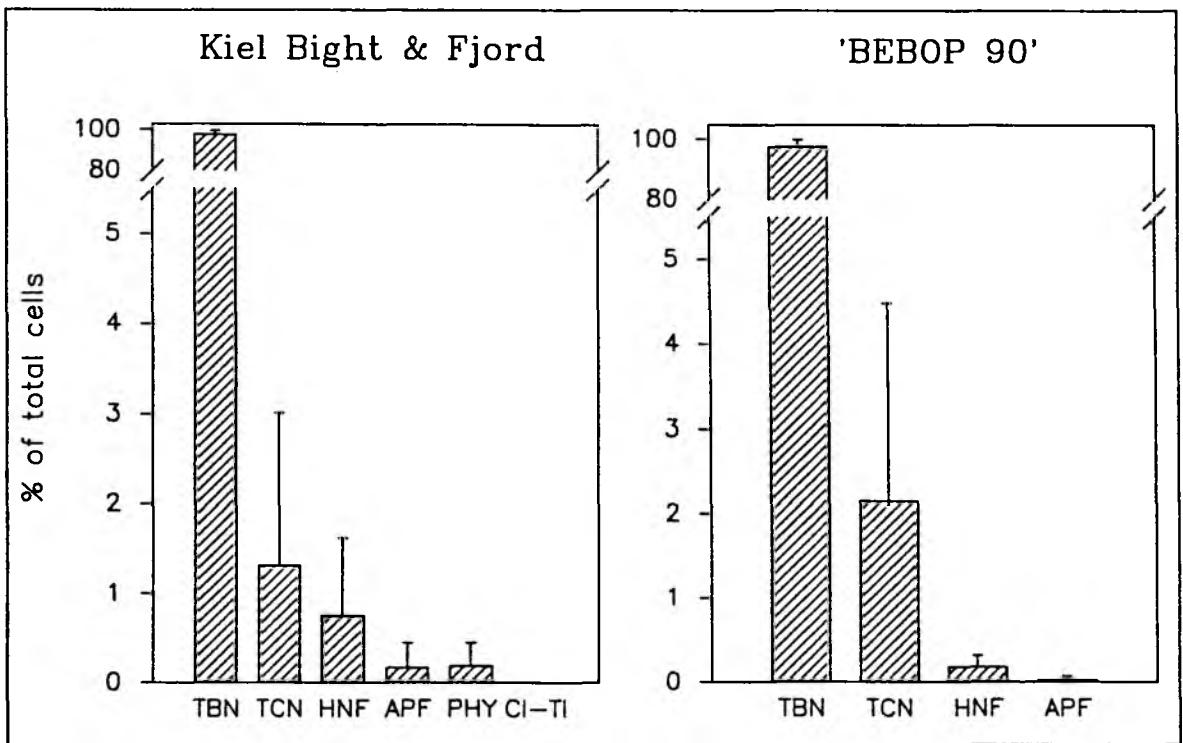


Abb. 3. 64: Prozentualer Zellanteil an der Gesamtzellzahl von Bakterien (TBN), Pikocyanobakterien (TCN), heterotrophen Nanoflagellaten (HNF), autotrophen Pikoflagellaten (APF), Nano- und Mikrophytoplankton (PHY) sowie Ciliaten und Tintinnen (CI-TI) für die Kieler Bucht und Kieler Förde (A) und für die zentrale Ostsee (B) während der Untersuchung 'BEBOP 90'.

Kieler Förde sowie für die zentrale Ostsee dargestellt sind. In allen Fällen erreicht die Abundanz der Bakterienzellen mit 97,6 % den höchsten prozentualen Anteil in den untersuchten Wassersäulen. Es folgen die Zellabundanzen der Pikocyanobakterien, deren Prozentanteil am Gesamt - Zellvorkommen 2,1 % (zentrale

Ostsee) und 1,3 % (Kieler Bucht und Kieler Förde) beträgt. Alle übrigen Organismengruppen weisen prozentuale Abundanzen von unter einem Prozentpunkt auf.

Da die pDNA - Methodik eine Trennung in das pro - und eukaryotische pDNA - Signal nicht zuläßt, wurde ein Versuch zur Quantifizierung des mit Bakterienzellen assoziierten pDNA - Gehaltes mit unten angeführten Annahmen bzw. Festlegungen durchgeführt, um zum einen die pDNA - Meßergebnisse mit auf biochemischer Basis erarbeiteten Literaturwerten vergleichen zu können und zum anderen mögliche Orientierungspunkte für die Diskussion von Konversionsfaktoren für die Umrechnung der [^3H - Methyl] - Thymidin - Inkorporation zur Berechnung der bakteriellen Netto - Sekundärproduktion zu erhalten (Kapitel 4.1.3.). Die Ergebnisse dieser Berechnungen sind in der Tabelle 3. 8 dargestellt.

Die erste Tabellenangabe bezieht sich auf den Quotienten "Gesamt - pDNA - Konzentration zur Gesamtbakterienzahl" (pDNA / TBN). Zur Festsetzung der maximalen pDNA - Konzentration pro Bakterienzelle wurde diese Beziehung, aus der jedoch in jedem Fall eine Überschätzung der realen pDNA - Bakterienzellkonzentration resultiert, in die Tabelle aufgenommen. Um den pDNA - Gehalt anderer Organismengruppen von der Betrachtung des pDNA - Gehaltes der Bakterien auszuschließen und somit eine Abschätzung des mittleren pDNA - Gehaltes pro Bakterienzelle durchführen zu können, wurden zwei Wege beschritten. Einerseits wurde der pDNA - Gesamtgehalt um den Betrag des pDNA Gehaltes des positiven Ordinatenabschnittes, der mit der Bakterienzellzahl nicht in Beziehung zu setzen ist (pDNA / TBN₁), korrigiert. Des weiteren wurde der mittlere prozentuale pDNA - Anteil der Größenklasse $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$, ermittelt durch die in jedem Untersuchungsgebiet durchgeführten Fraktionierungsexperimente, herangezogen. Für die letztgenannte Abschätzung des mittleren bakteriellen pDNA - Gehaltes liegen folgende Überlegungen zugrunde. Die Analyse der pDNA - Konzentrationen in dieser Größenklasse ergibt für alle in dieser Studie aufgeführten Untersuchungsgebiete eine Variationsbreite des mittleren prozentualen pDNA - Anteils von 61,5 % - 83,9 %. Zusätzlich durchgeführte mikroskopische Untersuchungen ordnen neben Pikocyanobakterien und vereinzelt vorkommenden autotrophen Pikoflagellaten vor allem Bakterien dieser Fraktion zu, deren Anteil den der anderen Organismusgruppen um mindestens zwei Größenordnungen übersteigt. Auf dem mittleren prozentualen pDNA - Anteil von $71 \pm 9 \%$ des Größenspektrums $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$ basiert die Abschätzung des mittleren pDNA - Gehaltes der Bakterienzellen (pDNA / TBN₂), der zumindest innerhalb der euphotischen Zone um den pDNA - Beitrag von Pikocyanobakterien und autotrophen Pikoflagellaten in diesem Größenbereich überschätzt und um den Betrag der bakteriellen pDNA in den Größenfraktionen $> 1 \mu\text{m}$ unterschätzt wird.

Die berechneten mittleren pDNA - Gehalte pro Bakterienzelle (Tab. 3. 8) ohne Beachtung weiterer Organismengruppen ergeben eine Variationsbreite von 6,4 - 15,0 fg pDNA Zelle⁻¹. Wird der jeweilige positive Ordinatenabschnitt berücksichtigt (nicht möglich für die Untersuchungen in den Wassereinschlüssen und im Zingster Strom sowie im Nordostatlantik während des 4. Fahrtabschnittes im Oberflächenbereich), so sinken die Werte auf einen Bereich von 2,0 bis 12,0 fg pDNA Zelle⁻¹ ab. Wird der prozentuale pDNA - Anteil der

Größenklasse $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$ dem pDNA - Gehalt aller Bakterien gleichgesetzt und dann als Berechnungsgrundlage zugrunde gelegt, so erreicht der mittlere bakterielle pDNA - Gehalt zwischen 4,5 und 10,7 fg pDNA Zelle⁻¹. Mit 15,0 bzw. 12,5 fg pDNA Zelle⁻¹ (korrigiert um den positiven Ordinatenabschnitt) erreichen die Bakterien aus der Tiefsee im Untersuchungsgebiet B (4. Fahrabschnitt im Nordostatlantik) die höchsten pDNA - Zellgehalte. Ebenfalls ein hoher Zell - pDNA - Gehalt der Bakterien läßt sich für die Proben aus der Kieler Bucht und Kieler Förde sowie aus dem Nordostatlantik während der Frühlingssituation feststellen, wohingegen sich für die Untersuchungsgebiete der zentralen Ostsee und des Nordostatlantiks zur Zeit des 4. Fahrabschnittes sowie für das in den Anreicherungsexperimenten verwendete Boddenwasser untereinander vergleichbare Werte von 8,3 bzw. 4,5 fg pDNA Bakterienzelle⁻¹ (unkorrigierte und korrigierte Werte) finden.

Tab. 3. 8: Mittlerer bakterieller pDNA - Gehalt (fg pDNA Zelle⁻¹) aus allen Untersuchungsgebieten, abgeleitet aus dem Gesamt - pDNA - Gehalt der Proben und der Bakterienzellzahl (pDNA / TBN), aus dem Gesamt - pDNA - Gehalt korrigiert um den positiven Ordinatenabschnitt der Regressionsgleichung (pDNA / TBN₁) und aus dem mittleren prozentualen pDNA - Anteil (71 %) des Größenbereiches $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$ (Erläuterung siehe Text).

Untersuchungsgebiet	pDNA / TBN	pDNA / TBN ₁	pDNA / TBN ₂
Kieler Bucht und Kieler Förde	14,3	9,2	10,1
Zentrale Ostsee	7,3	4,9	5,1
RoKi '90	8,3	-	5,9
Nordostatlantik 2. Fahrabschnitt	11,2	2,0	8,0
Nordostatlantik 4. Fahrabschnitt	6,4	-	4,5
Nordostatlantik 4. Fahrabschnitt Tiefseeproben Region A	6,4	2,8	4,5
Region B	15,0	12,0	10,7

Um zusätzliche Informationen über mögliche, nicht in jedem Fall als kausal zu wertende (s. u.) Abhängigkeiten der pDNA - Konzentration im marinen Milieu zu erhalten, wurde eine Korrelationsanalyse des pDNA - Gehaltes aller Untersuchungsgebiete mit der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion, der Pikocyanobakterien- und heterotrophen Nanoflagellatenzahl sowie mit der Chlorophyll *a* -, POC - und PON - Konzentration durchgeführt. Die Ergebnisse dieser Analyse sind über den Korrelationskoeffizienten *r* in der Abbildung 3. 65 dargestellt.

Die in der Abbildung 3. 65 dargestellten Korrelationen des pDNA - Gehaltes mit anderen biologischen Variablen müssen, wie bereits oben erwähnt, abgesehen von der Bakterienzahl keine direkte Beziehung oder Abhängigkeit der pDNA - Konzentration zu anderen Variablen ausdrücken. Vielmehr können die ermittelten hohen Korrelationskoeffizienten auf eine der pDNA - Verteilung in Raum und Zeit folgende Distribution der

jeweiligen Variablen hindeuten, während niedrige Korrelationskoeffizienten eher als Ausdruck eines zur pDNA - Verteilung abweichendes Verteilungsmusters bzw. entkoppelt vom Gesamt - pDNA - Gehalt zu werten sind. Diese Aspekte sollen einen deterministischen Beitrag einzelner Organismengruppen zum Gesamt - pDNA - Gehalt nicht ausschließen, jedoch haben die pDNA - Messungen gezeigt, daß der pDNA - Gehalt im marinen Bereich primär durch die Gesamtbakterienzahl bestimmt wird, während sich der verbleibende pDNA - Anteil von ca. 15 - 39 % auf andere Organismengruppen verteilt und somit ihr Einfluß auf die pDNA - Konzentration geringer ausfällt.

Die mit dem pDNA - Gehalt ermittelten höchsten Korrelationskoeffizienten um 0,8 werden neben der Bakterienabundanz auch von der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion, der Pikocyanobakterienabundanz, einmalig vom Chlorophyll a - sowie vom POC - und PON - Gehalt erreicht (Abb. 3. 65). Dagegen läßt sich für

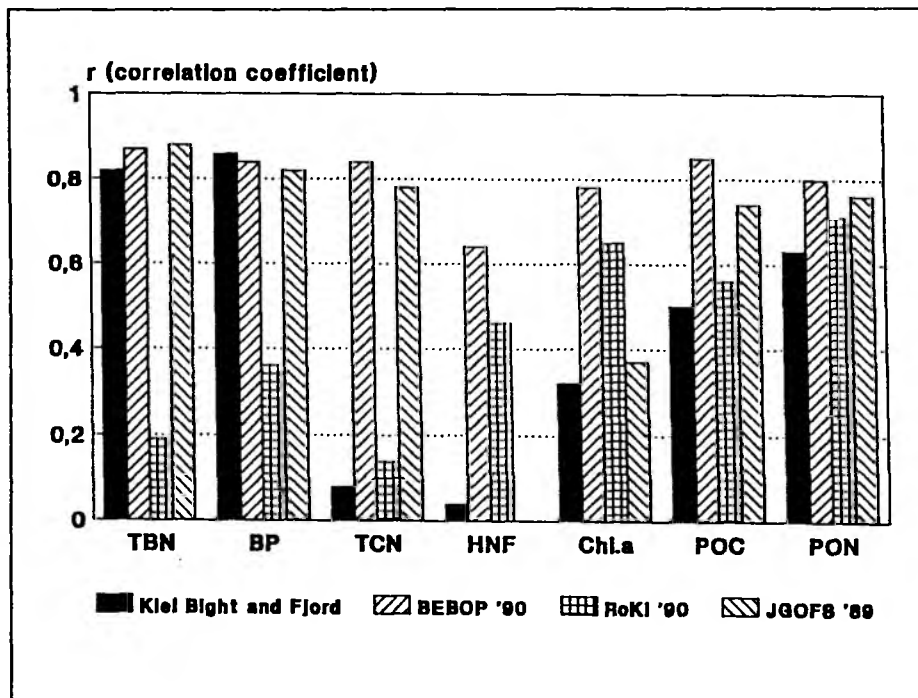


Abb. 3. 65: Beziehung des pDNA - Gehaltes aller Untersuchungsgebiete zur Bakterienabundanz (TBN), mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion, Pikocyanobakterien- (TCN) und heterotrophen Nanoflagellatenzahl (HNF) sowie zur Chlorophyll a -(Chl.a), POC - und PON - Konzentration ausgedrückt durch den Korrelationskoeffizienten r . Kiel Bight and Fjord - Untersuchungsgebiet Kieler Bucht und Kieler Förde; BEBOP '90 - zentrale Ostsee; RoKi - Experiment in Zingst; JGOF8 '89 bezieht sich auf den 2. Fahrtabschnitt im Nordatlantik.

die Zahl der heterotrophen Nanoflagellaten in keinem der untersuchten Gebiete ein hoher Korrelationsgrad feststellen. Zwischen den einzelnen Untersuchungsgebieten ergeben sich z. T. erhebliche Unterschiede. So konnte für die durchgeführten Experimente in Zingst in keinem Fall ein hoher Korrelationskoeffizient ermittelt werden. Für die Untersuchungsgebiete in der Kieler Bucht und Kieler Förde ist nur für die Gesamtbakterienzahl und für die mikrobielle Produktion eine hohe Korrelierbarkeit zu verzeichnen, während für die zentrale

Ostsee und den Nordostatlantik die meisten Variablen eine deutliche Beziehung zum pDNA - Gehalt zeigen.

4. DISKUSSION

Der Diskussion der Ergebnisse für die einzelnen Untersuchungsgebiete und der Bedeutung der Bakterien in den untersuchten pelagischen Systemen soll eine kritische Betrachtung der angewandten Methoden vorangestellt werden. Im Rahmen der Methodendiskussion werden aufgrund der Relevanz für diese Studie die angewandten Bestimmungen der mikrobiologischen Variablen im Vordergrund stehen. Dieses gilt insbesondere für die Bestimmung des pDNA - Gehaltes, die erst seit wenigen Jahren - nach der Entwicklung äußerst sensibler, DNA - spezifischer, fluorogener Farbstoffe - ihre allmähliche Einführung als zusätzliches methodisches Instrumentarium in die marine Mikrobiologie erfährt. Des weiteren erscheint es notwendig, eine Spezifikation und kritische Bewertung der Biomasse der Organismengruppen, die für die pelagialen Strukturen aller vier Untersuchungsgebiete erstellt und auf diese bezogen wurde, der eigentlichen Diskussion vorwegzunehmen. Zusätzlich wurde die Diskussion der untersuchten Wasserkörper so verfaßt, daß diese möglichst selbständige Einheiten bilden, um so die Verhältnisse in jedem Untersuchungsgebiet für sich darlegen zu können. Nicht in jedem Fall konnte diesem Vorsatz gefolgt werden, so daß Querverweise und Bezugnahmen auf andere Kapitel unumgänglich waren.

4.1. Kritische Betrachtung der angewandten Methoden

4.1.1. Allgemeine Anmerkungen

Da in dieser Arbeit mit Ausnahme der Bestimmung der Phytoplanktonabundanz und ihrer Biomasse für alle anderen Variablen eine für die jeweilige Methodik erforderliche Anreicherung oder Separierung der Organismen aus dem Probenwasser erforderlich war, sollen in diesem Abschnitt die hieraus resultierenden Einschränkungen und möglichen, meist nicht quantifizierbaren, systematischen Fehler angesprochen werden. Dieses gilt besonders für die durchgeführten Fraktionierungsexperimente, deren Ergebnisse größtenteils auf mehreren Filterpassagen der Proben beruhen.

Die durch die Filtrationsprozedur möglichen Artefakte können abhängig vom Filtertyp und Filtrationsvolumen sowie von der Zellmorphologie und der Zellwandbeschaffenheit der einzelnen Organismen zu einer Unter- oder Überschätzung der auf den Filtern zurückgehaltenen Planktonpopulation führen. Fragile Organismen (z. B. nackte Flagellaten) können durch die während der Filtration auf sie einwirkenden Scherkräfte aufgrund von Zellwandverletzungen organische Substanz abgeben ('cell leakage') oder gar aufplatzen (Sharp, 1977; Mague et al., 1980; Goldman & Dennett, 1985). Bei Einhaltung eines geringen Unterdruckes (< 200 mm Hg) während der Filtration gehen die meisten Autoren jedoch von keiner signifikanten Zerstörung der Zellen aus (z. B. Williams, 1990).

Weitere Quellen für eine bei der Filtration auftretende möglich Unterschätzung ergeben sich aus der

Zellmorphologie und Zellwandbeschaffenheit. So können z. B. längliche Zellen mit hohem Formfaktor den Filter längs durch die Poren passieren, labile Zellketten oder Kolonien können in kleinere Ketten oder Einzelzellen zerfallen und Flagellaten mit einer plastischen Zellwand aufgrund passiver Zellwandverformung durch die Filterporen treten. Eine besondere Bedeutung kommt dem verwendeten Filtertyp zu. Glasfaserfilter (GF/F), die im Gegensatz zu Polycarbonatfiltern (Nuclepore) eine saugfähige, dreidimensionale Fasermatrix besitzen, weisen ein schonenderes Filtrationsverhalten auf (Goldman & Dennett, 1985), da die Organismen während der Filtration z. T. in eine dreidimensionale Struktur eingebettet werden und ein osmotischer Schock durch Trockenfallen mittels des Schwamm - Effektes dieses Filtertyps zumindest reduziert wird. Da Glasfaserfilter jedoch über keine definierte Porenweite verfügen, verbietet sich ihr Einsatz als Vorfilter für Fraktionierungsexperimente.

Ursachen für eine Überschätzung des Filtrerrückstandes können im Verhältnis zur Filteroberfläche zu hohe Filtrationsvolumina bzw. Partikelkonzentrationen darstellen. Eine hohe Biomasse kann zu Verstopfungen der Filterporen führen, ein Effekt, der auch durch eine Vielzahl größerer Zellen hervorgerufen werden kann. In beiden Fällen resultiert eine höhere Retention von kleineren Partikeln, die normalerweise die Poren hätten passieren können.

Eine Abschätzung des Netto - Effektes dieser methodischen Probleme scheint nicht möglich. Elser et al. (1986) gehen aufgrund der Gegenläufigkeit der möglichen Wirkungen davon aus, daß der Netto - Effekt unter Umständen gering sein kann. Für die Fraktionierungsexperimente - speziell für die in der zentralen Ostsee durchgeführten mehrmaligen Filterpassagen - muß jedoch erwartet werden, daß die Summe der Scherkräfte die der auftretenden Scherkraft einer einzelnen Filterpassage übertrifft. Entsprechend ist ein möglicher Verlust von fragilen Organismen in die Interpretation der Ergebnisse einzubeziehen. Aufgrund der oben angeführten möglichen Beeinträchtigungen während des Filtrationsvorganges ist eine der realen Form und Größe der Organismen entsprechende exakte Zuordnung in die einzelnen Größenklassen nicht immer möglich. Vielmehr sind die erhaltenen Größenklassen eher als 'praktische Skala' (Jochem, 1987) anzusehen, die durchaus einen hohen Informationsgehalt über pelagische Strukturelemente enthalten. Daß der Einsatz von Nuclepore - Filtern für die Durchführung von Größenfraktionierungen ein akzeptables Mittel ist, ist eine Schlußfolgerung, die von Sheldon (1972) und Jochem (1990) geteilt wird.

Innerhalb dieser Studie wurde darauf geachtet, negative Filtrationseffekte soweit wie möglich zu reduzieren. Deshalb erfolgten alle Filtrationen mit einem Unterdruck von 80 bis maximal 180 mm Hg. Um die Retention der kleineren Partikel - bezogen auf die Porenweite - zu minimieren, wurde ein günstiges Verhältnis des Filtrationsvolumens zur Filterfläche angestrebt, was jedoch für die Bestimmung der Chlorophyll *a* - , POC - und PON - Konzentration nicht in jedem Fall einzuhalten war.

4.1.2. Quantifizierung des Piko- und Nanoplanktons

Für die epifluoreszenzmikroskopische Analyse von Zellen ergeben sich neben den subjektiven Fehlern, denen jede Zählperson unterliegt, Fehlerquellen, die sich aus der erforderlichen Filtration der Proben (Ausnahme: Utermöhlproben) und der z. T. vorhandenen Heterogenität der Verteilung innerhalb der Proben und auf den Filtern zusammensetzen. Weitere Fehlerquellen stellen die auf einer subjektiven Bemaßung beruhenden Bestimmungen der Zelldimensionen, auf denen die Berechnung der Biomasse basiert, dar. Für die Biomasseberechnung ist darüber hinaus die Wahl eines geeigneten Konversionsfaktors für die Umrechnung des Zellvolumens in Zellkohlenstoffgehalt von entscheidendem Einfluß auf die Annäherung der Ergebnisse an die real vorliegende Biomasse.

Als Voraussetzung für eine genaue Quantifizierung des Piko- und Nanoplanktons ist eine möglichst zufällige Verteilung der zu zählenden Partikel auf den Filtern zu nennen. Verantwortlich für eine ungleiche Verteilung der Partikel sind in erster Linie die hydrophoben Eigenschaften des Filtermaterials (Polycarbonat), die in manchen Filterarealen zu einer deutlichen Reduzierung der Partikelzahl führen können. In diesen äußerst seltenen Fällen wurden die Filter verworfen und eine erneute Filtration der Probe durchgeführt. Im Gegensatz hierzu kann, neben natürlich vorkommenden Partikelaggregaten, eine Verklumpung von Zellen, verursacht durch Fixierungsmittel, auftreten. Booth (1987) führt diese Art der Aggregation von Zellen auf mögliche fixierungsmittelinduzierte Schleimabsonderungen einiger Nanoplankter zurück. Eine die Ermittlung von Zellzahlen erschwerende Aggregation bzw. Verklumpung konnte nur für einige Proben der Experimente aus dem Boddenwasser in Zingst beobachtet werden, weshalb diese Proben mit einem höheren Fehlerbereich (9 - 15 %) behaftet sind. Insgesamt wurde eine Reproduzierbarkeit der Zählergebnisse für Bakterien zwischen 5 und 15 %, für Pikocyanobakterien zwischen 6 und 17 %, für autotrophes Pikoplankton zwischen 11 und 23 % und für heterotrophe Nanoflagellaten zwischen 9 und 18 % ermittelt.

Die im Kapitel 4.1.2. angesprochenen möglichen Zellverluste, induziert durch Scherkräfte während des Filtrationsvorganges, sind nicht abschätzbar. Es kann jedoch vermutet werden, daß die Bakterien aufgrund ihrer resistenten Zellwand durch die auftretenden Scherkräfte weniger in Mitleidenschaft gezogen werden als die fragileren Zellwände vieler Flagellaten und Ciliaten.

Wesentlich höhere, schwer zu quantifizierende Fehlerbereiche sind für die Bestimmung der Zelldimensionen anzunehmen. Erschwert wird die Messung des mittleren Zellvolumens durch mögliche fixierungsmittelbedingte Zellschrumpfungen ('shrinkage'), die u. a. Fuhrman (1981), Bratbak (1985), Bjoernsen (1986), Lee & Fuhrman (1987) und Norland et al. (1987) für Bakterienzellen, die eine besonders feste Zellwand besitzen, nachwiesen. Werden die Zelldimensionen um beispielsweise 25 % unterschätzt, so resultiert hieraus, bezogen auf das Ausgangsvolumen, eine Verminderung des Zellvolumens um 58 %. Gleichzeitig weist Fuhrman (1981) darauf hin, daß die Zellen bei der Epifluoreszenzmikroskopie aufgrund des sogenannten Halo - Effektes von stark fluoreszierenden Fluorochromen größer erscheinen als sie tatsächlich

sind. Der Netto - Effekt dieser gegenläufigen Fehlerquellen ist nicht abschätzbar.

Wie bereits oben erwähnt stellt die Zuordnung der ermittelten Zellvolumina zum Kohlenstoffgehalt der Zellen einen weiteren kritischen Schritt zur Bestimmung der Biomasse dar. Da der Konversionsfaktor für Bakterien neben der Berechnung ihrer Biomasse auch für die Ermittlung der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion von Bedeutung ist, soll nachfolgend die Wahl des Faktors zur Umwandlung des mittleren Zellvolumens in Biomasse ausführlich diskutiert werden. Für die Berechnung der Biomasse von Pikocyanobakterien, autotrophen Pikoflagellaten, heterotrophen Nanoflagellaten sowie Nano- und Mikrophytoplankton wurden entsprechend der bestimmten Zelldimensionen Konversionsfaktoren gewählt, deren Diskussion den genannten Quellen zu entnehmen ist.

In der Literatur finden sich für die Bakterien Konversionsfaktoren, die sich über einen Bereich von 0,075 - 0,560 pg C μm^{-3} erstrecken und damit um den Faktor 7,5 differieren. Häufig eingesetzt wurden bisher Konversionsfaktoren zwischen 0,082 und 0,121 pg C μm^{-3} (siehe u. a. Ferguson & Rublee, 1976; Bowden, 1977 und Watson et al., 1977). Als Grundlage für die Berechnung dieser Faktoren dienten meist Zellvermessungen, durchgeführt mit Hilfe eines SEM oder TEM, sowie theoretische Annahmen über Dichte, Trockengewicht zu Feuchtgewicht und Kohlenstoff zu Trockengewicht.

Zwischen 1985 und 1987 begann eine erneute Diskussion über geeignete Konversionsfaktoren für aquatische Bakterien. Dabei wurde besonders die Problematik der Zellschrumpfung, die bei der Präparation der Proben für das SEM und TEM durch die Dehydrierungsschritte bis zu 37% in der Länge (Fuhrman, 1981) betragen kann, berücksichtigt. Kogure & Koike (1987) fanden mit Hilfe eines Partikel - Zählers, CHN - und ATP - Analysers einen Konversionsfaktor von 0,209 pg C μm^{-3} . Bjoernsen (1986) und Lee & Fuhrman (1987) ermittelten mit Hilfe eines Image - Analysing - Systems sowie eines Infrarot - Gas - Analysers bzw. eines Epifluoreszenzmikroskopes und eines CHN - Analysers einen Faktor von 0,350 respektive 0,380 pg C μm^{-3} .

In dieser Studie wurde kein linearer Konversionsfaktor für die Berechnung der Bakterienbiomasse eingesetzt. Nach den Ergebnissen von Simon & Azam (1989) besitzen Bakterien von unterschiedlicher Größe einen variierenden prozentualen Anteil an makromolekularen Strukturen (z. B. Zellwand, Zellmembran, Proteine, DNA und RNA) sowie an Kohlenstoff und Trockengewicht. Aus der Auswertung ihrer Untersuchungen und zusätzlichen, der Literatur entnommenen Faktoren für die Berechnung der Biomasse einzelner Zellkomponenten erhielten sie eine Exponentialfunktion für die Beziehung des Zellproteingehaltes zum Zellvolumen, aus der sich die Funktion zur Berechnung der Zellkohlenstoffkonzentration zum Biovolumen ableiten läßt:

$$\text{Zellkohlenstoff} = \text{Zellvolumen}^{0,59} \cdot 88,6 \cdot 1,04878$$

Diese Funktion berücksichtigt den von Simon & Azam (1989) beobachteten steigenden Kondensierungsgrad des Zellkohlenstoffes mit abnehmender Zellgröße und ist somit statistischen Konversionsfaktoren vorzuziehen. Legt man für diese Konversionsgleichung die Extremwerte der bestimmten Zellvolumina zugrunde, würde sich für Proben mit den kleinsten beobachteten Bakterien ($0,006 \mu\text{m}^3$) ein Konversionsfaktor von $0,750 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$ ergeben, während für sehr große Stäbchen ($0,900 \mu\text{m}^3$), hochgerechnet auf $1 \mu\text{m}^3$, der Umrechnungsfaktor $0,100 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$ betragen würde. Somit bewegt sich die auf diese Weise kalkulierte bakterielle Biomasse annähernd innerhalb des heute allgemein anerkannten Bereiches der Konversionsfaktoren von $0,120 - 0,380 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$. Nur für Proben, in denen äußerst kleine Zellen dominieren, erfolgt eine Überschreitung der Faktoren um ca. das Doppelte, da dem hohen Kondensationsgrad des Kohlenstoffes in diesen Zellen Rechnung getragen wird.

4.1.3. Bestimmung der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion

Die Messung der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion mit der [^3H - Methyl] - Thymidin - Methode besitzt zwar viele Vorteile (kurze Inkubationszeiten, hohe Sensitivität), für eine präzise Bestimmung der bakteriellen Produktionsraten ist jedoch eine Vielzahl von Annahmen aufzustellen (siehe Fuhrman & Azam, 1980). Ein Hauptproblem stellt der Einsatz von 2 Konversionsfaktoren dar. Für die Umrechnung der [^3H - Methyl] - Thymidin - Inkorporation in die Zellproduktion existieren in der Literatur Faktoren, die sich von $0,2$ bis auf $68,0 \cdot 10^{18} \text{ Zellen M}^{-1}$ inkorporiertem [^3H - Methyl] - Thymidin (Fuhrman & Azam, 1982; Kirchman et al., 1982; Ducklow & Hill, 1985; Riemann et al., 1987) erstrecken. Die Variabilität des Konversionsfaktors erklären sowohl Scavia et al. (1986) als auch Riemann et al. (1987) durch variierende physikalische, chemische und biologische Bedingungen, die selbst im gleichen Wasserkörper innerhalb kurzer Zeitskalen auftreten können.

Unter den bisher noch nicht verifizierten Annahmen (siehe auch Kapitel 4.1.4.), daß die bakterielle DNA 25 Mol % Thymidin - Säurereste beinhaltet und nach Stanier et al. (1976) der DNA - Gehalt Bakterienzelle $^{-1}$ zwischen $0,47$ und $4,80 \text{ fg}$ liegt, errechneten Fuhrman & Azam (1980) einen Konversionsfaktorbereich von $0,2 - 1,3 \cdot 10^{18} \text{ Zellen M}^{-1}$ inkorporiertem [^3H - Methyl] - Thymidin. Die in dieser Studie ermittelten mittleren pDNA - Gehalte von Bakterienzellen, korrigiert um den Ordinatenabschnitt bzw. bezogen auf den pDNA - Anteil der Größenklasse $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$, betragen zwischen 2 und $12 \text{ fg pDNA Zelle}^{-1}$ (Diskussion in Kapitel 4.6.) und ergeben somit eine Variationsbreite der Konversionsfaktoren von $0,54 - 3,20 \cdot 10^{18} \text{ Zellen M}^{-1}$ inkorporiertem [^3H - Methyl] - Thymidin (Mittelwerte der beiden durchgeführten pDNA - Korrekturen = $1,7$ bzw. $2,0 \cdot 10^{18} \text{ Zellen M}^{-1}$ inkorporiertem [^3H - Methyl] - Thymidin). Gleichzeitig von Ducklow (pers. Mitteilung) und Ietswaart (pers. Mitteilung) durchgeführte Konversionsfaktorexperimente im Nordostatlantik bestätigen mit Faktoren um $2,0 \cdot 10^{18} \text{ Zellen M}^{-1}$ inkorporiertem [^3H - Methyl] - Thymidin die hier empirisch abgeleiteten Umrechnungsfaktoren. Somit stimmen die in dieser Studie vom Autor ($2,0 \cdot 10^{18} \text{ Zellen M}^{-1}$ inkorporiertem [^3H - Methyl] - Thymidin) und von Gocke ($1,1 \cdot 10^{18} \text{ Zellen M}^{-1}$ inkorporiertem [^3H - Methyl] - Thymidin) verwendeten Konversionsfaktoren gut mit den empirisch ermittelten Werten überein und

konnten für den Nordostatlantik zusätzlich auch experimentell bestätigt werden.

Die Umrechnung der produzierten Zellzahl in die aktuelle Biomasseproduktion erfolgte auf der Basis der mittleren Zellvolumina unter Verwendung der bereits für die Bakterienbiomasse eingesetzten Funktion. Für dieses Verfahren gelten die im Kapitel 4.1.2. diskutierten möglichen Einschränkungen.

Eine weitere mögliche Fehlerquelle für die Messung der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion ergibt sich aus der Problematik der nicht spezifischen Inkorporation des [^3H - Methyl] - Thymidins in die DNA, denn Roberts et al. (1986) und Servais et al. (1987) konnten in variierenden Anteilen auch eine Markierung von RNA und Proteinen (17 - \approx 100 %) beobachten. Diese Untersuchungen erfolgten jedoch nur in Proben, die entweder eine niedrige Sauerstoffkonzentration aufwiesen oder durch organischen Kohlenstoff limitiert waren, was in dieser Arbeit lediglich für die tiefsten Proben (150 m) aus der Gotlandsee (Untersuchungsgebiet B) eine Unsicherheit in der Produktionsbestimmung ergeben würde.

Bis heute konnte die Frage, ob alle Bakterien in der Lage sind, [^3H - Methyl] - Thymidin in die Zelle aufzunehmen, noch nicht ausreichend geklärt werden. Wäre diese Annahme nicht erfüllt, würde die [^3H - Methyl] - Thymidin - Methode zu einer Unterschätzung der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion führen. Um Thymidin direkt in die DNA inkorporieren zu können, ist die Anwesenheit von Thymidinkinase erforderlich (Moriarty & Pollard, 1981). Die Annahme, daß alle Bakterien dieses Enzym besitzen, ist eine konservative. So konnten Ramsay (1974) bzw. Douglas et al. (1987) mit Hilfe der Mikroautoradiographie zeigen, daß mehr Bakterienzellen durch [^3H] - Glukose bzw. [^3H] - Glutamat markiert wurden als durch [^3H - Methyl] - Thymidin. Die Beantwortung der Frage nach der Schwellenkonzentration für inkorporiertes [^3H - Methyl] - Thymidin hinsichtlich einer sicheren Detektierbarkeit eines mikroautoradiographischen Signals sowie nach der Aktivität der Thymidinkinase während und nach der Phase der DNA - Synthese und nach möglichen Substratinduzierungen durch die eingesetzte Glukose würde zu einer deduzierteren Beurteilung dieser Beobachtungen führen, die ausgehend vom derzeitigen Kenntnisstand nicht möglich ist.

4.1.4. Bestimmung des pDNA - Gehaltes

Aufgrund des gegenüber guanin- und cytosinreichen (G - C) Bereichen der DNA um ca. 50 % höheren Fluoreszenzsignals des Fluorochromes innerhalb adenin- und thyminreichen (A - T) Regionen der DNA (siehe Kapitel 3.1.) ergibt sich, daß für die Bestimmung sowohl der pDNA - als auch der dDNA - Konzentration die zu messende DNA und der erforderliche Standard ein äquivalentes Basenpaarverhältnis aufweisen sollten. Die Messungen der pDNA - als auch der dDNA - Konzentrationen konnten dementsprechend nur unter der bisher noch nicht verifizierten Annahme, daß das Basenpaarverhältnis (Adenin - Thymidin zu Guanin - Cytosin), ausgedrückt als G - C %, der zu messenden DNA der heterogen gemischten Populationen annähernd 50 % beträgt, durchgeführt werden. Aus der Literatur läßt sich nach Mandelstam & McQuillen (1973; zitiert aus Fuhrman und Azam, 1980) für 14 - 35 % der untersuchten Bakterien ein mittlerer G - C %

von 50 % ableiten. Für die aus Rauen (1964) entnommenen Daten ergibt sich für 78 untersuchte Bakterien ein mittlerer G - C - Gehalt von $50,1 \pm 14,4$ % (Extremwerte: 26,0 und 74,0 G - C %), wobei 41 % der Bakterien einen G - C - Gehalt innerhalb von 40,0 - 60,0 % aufweisen.

Paul und Myers (1982) führten im direkten Vergleich pDNA - Messungen mit der Hoechstfarbe 33258 und dem von der Basenpaarzusammensetzung unabhängigen Farbstoff Diphenylamin durch, in denen sie mit der Diphenylamin - Methode nur 80 - 82 % der mit der Hoechstfarbe gemessenen pDNA - Konzentration ermittelten. Die Autoren schließen für diese Diskrepanz zwar eine unterschiedliche Basenpaarzusammensetzung der pDNA des Standards und der Probe nicht aus, halten aber auch eine partielle Zerstörung der pDNA durch die für die Diphenylamin - Methode erforderliche Extraktion mit heißer Perchlorsäure für möglich.

Das pDNA - Extraktionsverfahren mit Hilfe von Ultraschallenergie wandten bereits Paul & Myers (1982), McCoy & Olson (1985), Holzapfel - Pschorn et al. (1986) und andere an. Ebenso wie in dieser Studie wurden von ihnen keine destruktiven Effekte auf die pDNA - Gesamtkonzentration über Zeiträume von 30 bis 120 Sekunden festgestellt. Für die pDNA - Extraktion wurden jedoch, abhängig von der verwendeten Ultraschallenergie, der eingesetzten Mikrospritze und der geometrischen Form des Extraktionsgefäßes, unterschiedliche Zeiten von 30 (Paul & Myers, 1982; McCoy & Olson, 1985), 105 (Holzapfel - Pschorn, 1986) und 120 Sekunden (diese Studie) eingesetzt. Andere mechanische und z. T. 'sanftere' biochemische Aufschlußverfahren zur pDNA - Extraktion erwiesen sich als nicht effektiv bzw. mußten wegen der auf fluorimetrischen Messungen basierenden Methodik als nicht geeignet eingestuft werden.

Das labile Fluoreszenzverhalten der Hoechst 33258 - Arbeitslösung (Fluoreszenzabnahme mit der Zeit) stellt nur ein Problem dar, wenn große Meßserien ohne die in dieser Studie beschriebene interne Standardzugabe über einen längeren Zeitraum gemessen werden. Außerdem spricht für diese Verfahrensweise der Umstand, daß in Proben mit einem hohen Biomassegehalt eine deutliche Adsorption der Fluoreszenz durch gelöste Makromoleküle erfolgen kann. So konnte für die Proben aus den Experimenten mit dem Boddenwasser eine deutliche Fluoreszenzschwächung (10 - 20 %) über die interne Standardzugabe festgestellt und korrigiert werden.

Neben den methodischen Einschränkungen ergeben sich wie für alle von der Filtration abhängigen Variablen auch für die Bestimmung der pDNA - Konzentration entsprechende Limitierungen bei der Beurteilung der Meßergebnisse. Besonders die Resultate der durchgeführten Größenfraktionierungen unterliegen einer Vielzahl möglicher, im Kapitel 4.2.1. beschriebenen Einschränkungen. Daneben konnte für die Filtration der pDNA - Proben im Vergleich zu den für die [^3H - Methyl] - Thymidin - Inkorporation durchgeführten Filtrationen eine im Mittel höhere Abweichung innerhalb von Parallelproben festgestellt werden. So wurde für die pDNA - Messung eine Variationsbreite der Parallelproben von $\pm < 1 - \pm 11$ % bestimmt, wohingegen für die Experimente in Zingst $\pm 15 - \pm 23$ % ermittelt wurden. Vergleichbare

Abweichungen vom Mittelwert konnten für dieses Untersuchungsgebiet auch für die POC - und PON - Konzentration errechnet werden. Da die Reproduzierbarkeit der DNA - Eichgeraden mit einem Korrelationskoeffizienten von mindestens $r = 0,999$ als sehr hoch anzusetzen ist, können die z. T. sehr großen Variationsbreiten der pDNA - Messungen nicht auf die Methodik selbst zurückgeführt werden. Sie scheinen vielmehr Resultat einer bereits im Probenwasser enthaltenen heterogenen Verteilung einzelner Variablen zu sein. Zusätzlich kann vermutet werden, daß das geringe Filtrationsvolumen (5 - 10 ml) aufgrund der hohen Heterogenität in der Verteilung, besonders von zahlenmäßig nicht so häufig vorkommenden, größeren Partikeln mit einem hohen pDNA - und Biomasseanteil, nicht in jedem Fall eine genügende Integrationsfähigkeit für diese Variable besessen hat.

4.1.5. Analyse der pelagialen Strukturen

Die Ermittlung der Biomasse einzelner Organismengruppen unterliegt, wie bereits im Kapitel 4.1.2. beschrieben, vielen Fehlerquellen. Neben den systematischen und subjektiven Fehlern kommt die größte Bedeutung den verwendeten Konversionsfaktoren zu, die bis zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht zufriedenstellend verifiziert wurden und aufgrund der schnell wechselnden physikochemischen und biologischen Rahmenbedingungen dieses Lebensraumes sowie unterschiedlicher physiologischer Zustände einzelner Organismen diesen Anspruch wohl auch nie erfüllen können. Darüber hinaus besitzt die mikroskopische Bemaßung der Organismen sowie ihre statistische Verteilung und Anzahl auf den Filtern bzw. in den Zählkammern einen großen Einfluß auf die Berechnung und Variationsbreite der ermittelten Biomassewerte. Konnte für das Piko- und Nanoplankton der für die Biomasseberechnung zu bezeichnende Basiswert (Gesamtzellzahl) mit einem prozentualen Fehlerbereich von 5 bis 23 % erreicht werden (siehe Kapitel 4.1.2.), so müssen besonders für größere Phytoplanktonarten, die meist einen hohen Zellkohlenstoffgehalt besitzen, nach dem Zählmodus von Edler (1979) maximale Fehler von bis zu ± 28 % und für Ciliaten und Tintinnen in Einzelfällen bis zu ± 100 % veranschlagt werden. Eine weitere Unsicherheit in der Interpretation der Absolutwerte ergibt sich aus der erforderlichen vertikalen und z. T. auch aus der vorgenommenen zeitlichen Integration (zentrale Ostsee, Darß - Zingster Boddengewässer, Nordostatlantik) der Einzelwerte für die jeweiligen Wasserbereiche.

Unter den oben angeführten Einschränkungen ergibt sich eine mögliche Über- oder Unterschätzung der realen Biomasseverhältnisse einzelner Organismengruppen, die sich nicht bemessen läßt und eine generelle Problematik jeder biomassebezogenen Untersuchung darstellt. Da nicht analysierte Fraktionen des Planktons (Mikro- und Mesozooplankton und biogener Detritus, s. u.) durch Differenzbildung vom Gesamt - POC - Gehalt zur Summe der Biomasse aller untersuchten Organismengruppen berechnet wurden, ist auch in dem Fall, daß sich die möglichen Über- und Unterbestimmungen der ermittelten Einzelbiomassekonzentrationen nicht annähernd aufheben, keine exakte Beurteilung ihrer Biomasse möglich. In diesem Zusammenhang muß erneut erwähnt werden (siehe Kapitel 3.3.5. und 3.4.5.), daß in Einzelfällen (zentrale Ostsee, Darß - Zingster Boddengewässer) eine Bestimmung der Phytoplanktonbiomasse nur über ein Kohlenstoff zu Chlorophyll a -

Verhältnis von 35 erfolgen konnte. Dieser Faktor liegt im Bereich der im Kapitel 3.3.5. zitierten Literatur, wird aber u. a. von Banse (1977) bezüglich der allgemeingültigen Anwendbarkeit dieses Konversionsfaktors kritisiert. Wenn auch die Absolutwerte innerhalb dieser Studie kritisch beurteilt werden müssen, lassen sich dennoch unter Berücksichtigung der möglichen Varianz der Einzelmessungen Informationen über die Strukturierung pelagialer Systeme auf der Basis der Biomasse ableiten. Dieses gilt insbesondere für das Piko- und Nanoplankton, für das neben einer ausreichenden Zellzahl aufgrund der geringeren Variation der Zelldimensionen und meist unkomplizierteren Zellmorphologie auch eine relativ genaue Zellvolumenbestimmung durchgeführt werden konnte.

Eine weitere Einschränkung ergibt sich aus dem in dieser Studie nicht differenzierten Anteil des Detritus-, Mikro- und Mesozooplanktonkohlenstoffanteils am Gesamt - POC - Gehalt, weil eine Bestimmung der Gesamtbiomasse des Zooplanktons nicht durchgeführt wurde und sich die Konzentration des biogenen Detrituskohlenstoffes nicht direkt messen läßt. Da dem Mikro- und Mesozooplankton innerhalb der Proben ein Biomasseanteil zukommt, der nicht diskriminiert werden sollte, erfolgte eine Zusammenfassung beider Variablen in der künstlichen Gruppe 'Detritus / Zooplankton'. Zum Teil ergeben sich bei der Aufstellung der biomassebezogenen Strukturierung des Pelagials für den nicht bestimmten Anteil des Terms 'Zooplankton' Überschneidungen, die im folgenden näher erläutert werden sollen. Innerhalb der Größenklassifizierung des Mikrozooplanktons (Sieburth et al., 1978) wurden vereinzelt ($< 1\%$) heterotrophe Flagellaten vorgefunden, die jedoch der Gruppe der heterotrophen Nanoflagellaten zugeordnet wurden. Für die Kieler Bucht und Kieler Förde wurde zusätzlich die Bestimmung der Ciliaten- und Tintinnenbiomasse durchgeführt, um deren Anteil die Biomasse des Terms 'Zooplankton' reduziert werden muß. Innerhalb der Zooplanktonfraktion kommt vermutlich den Mesozooplanktonorganismen (0,2 - 20 mm) eine untergeordnete Bedeutung zu, da die Durchsicht der Filtrerrückstände und Utermöhlproben keine erkennbare Abundanz von mesoskopischen Organismen im Untersuchungsmaterial ergab. Erklärt werden kann dieses zum einen durch die in der Regel für die Analysen erforderlichen geringen Probenvolumina und zum anderen durch die Fähigkeit dieser Organismen, auf Störungen, wie sie z. B. durch Bewegungen der Wasserschöpfer hervorgerufen werden können, mit schnellen Fluchtbewegungen zu reagieren (Kapp, Morales, Reitmeier, pers. Mitteilungen). Dennoch soll die Präsenz von Mesozooplanktern in den Proben nicht völlig ausgeschlossen werden und ist deshalb in der künstlichen Gruppe 'Detritus / Zooplankton' zu berücksichtigen.

Da die Fraktion 'Detritus / Zooplankton' insgesamt einen sehr hohen Anteil des Gesamt - POC - Gehaltes ausmachen kann (in dieser Studie bis zu 87,6 %), ist eine quantitative Differenzierung beider Fraktionen wünschenswert. Hinweise über die möglichen Biomasseverhältnisse von Detritus zu Zooplankton finden sich im Vergleich zu den Analysen der pelagialen Struktur dieser Studie bei Untersuchungen von Vadstein et al. (1989) für einen eutrophen See in Norwegen. Die von ihnen durchgeführten Untersuchungen weisen dem Zooplankton $> 45\text{ }\mu\text{m}$ einen Anteil von 1,7 % am Gesamt - Detrituspool zu. Ein ebenfalls geringer Zooplanktonkohlenstoffanteil - hier jedoch am Gesamt - POC - Gehalt gemessen - bestimmten Faganeli et al. (1989) mit 0,2 - 3,2 % im Adriatischen Meer. Die Ergebnisse spiegeln jedoch, bezogen auf die produktive

Phase des Pelagials vom Frühjahr bis zum Herbst, eher Minimalverhältnisse wider, da die Untersuchungen während der Winterzeit erfolgten und zur Bestimmung der Zooplanktonbiomasse lediglich Netzzooplankton ($> 250 \mu\text{m}$) herangezogen wurde. Geringste Anteile der Zooplanktonbiomasse am Detritusgehalt ermittelten Schiewer et al. (1990), die in einem hypertrophen Boddengewässer (Darß - Zingst) einen prozentualen Anteil der Biomasse von Crustaceen, Rotiferen und Ciliaten von nur 0,005 - 0,017 % gegenüber der Detrituskonzentration errechneten. Die Ergebnisse von Blanchot et al. (1989) weisen für eine oligotrophe Lagune des Tikehau Atolls mit 3,4 % ebenfalls einen geringen Prozentsatz für die Zooplanktonbiomasse auf. Höhere Verhältnisse dokumentierte Lenz (1974) für die Kieler Bucht, nach dem das heterotrophe Plankton der Größenklasse 150 - 600 μm im Mittel 22,2 % und das heterotrophe Plankton $> 600 \mu\text{m}$ im Mittel 12,5 % am Trockengewicht der organischen Substanz erreicht. Für die heterotrophe Fraktion 1 - 150 μm , die neben Bakterien und Flagellaten auch Anteile des kleineren Mikrozooplanktons beinhaltet, wurden 65,4 % ermittelt. Diese von Lenz (1974) publizierten Verhältnisse basieren jedoch auf Umrechnungsfaktoren chemischer Zellbestandteile (Chlorophyll *a*, Protein und POC), die durch Differenzbildung nach der Berechnung der Phytoplanktonbiomasse ermittelt wurden.

Eine weitere Möglichkeit zur Abschätzung des Zooplanktonanteils der Gruppe 'Detritus / Zooplankton' läßt sich über die Relation ihrer Biomasse zur Bakterien- und Phytoplanktonbiomasse sowie über die Schätzung der Detrituskonzentration durchführen. Nielsen & Richardson (1989) ermittelten für die Nordsee ein Verhältnis der Copepodenbiomasse, die das Zooplankton dominierte, zur Bakterienbiomasse von 1,14 - 2,72 und zum Phytoplanktonkohlenstoff von 0,03 - 0,16. Bezogen auf die Biomasse des Phytoplanktons und der Bakterien stellten Vadstein et al. (1989; s. o.) im Vergleich zu dieser Publikation mit 0,11 bzw. 1,84 ähnliche Verhältnisse fest. Für die Kieler Bucht und Kieler Förde liegen Daten über den möglichen Anteil des Detritus am Gesamt - POC - Gehalt von Lenz (1974 und 1977b), abgeschätzt über den Chlorophyll *a* - und Proteingehalt der Proben, mit 20 - 53 % vor. Aufgrund der für diese Abschätzung erforderlichen und nicht verifizierbaren Annahmen beurteilt der Autor die Anteile der Detritusfraktion am Gesamt - POC - Gehalt als Minimalwerte, so daß diese Daten für die derzeitige Fragestellung keine zufriedenstellenden Aussagen erlauben. Sehr hohe Detritusanteile am Gesamt - POC - Gehalt ermittelten mit 80,5 - 84,7 % Vadstein et al. (1989) und Blanchot et al. (1989). Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Holm - Hansen & Booth (1966), die mit Hilfe von ATP - Messungen oberhalb 100 m einen lebenden POC - Anteil von 14 - 79 % feststellten, während unterhalb dieser Wassertiefe mit einer Ausnahme (27 %) nur noch 6 - < 3 % der Partikel eine biologische Aktivität zeigten. Insgesamt stimmen diese Angaben mit der grundlegenden Arbeit von Menzel & Goering (1966) überein, die einen Detritusbeitrag am Gesamt - POC - Pool von 43 - 84 % (Mittelwert: $61,7 \pm 11,6$ %) ermittelten, und außerdem nachweisen konnten, daß sich Detritus gegenüber biologischen Abbauprozessen sehr refraktär verhält.

Aus dieser Literaturanalyse ergibt sich ein heterogenes Bild bezüglich der Zooplanktonbiomasse in Relation zum Detrituskohlenstoffgehalt, wobei die Mehrzahl der angesprochenen Publikationen sowie die Ergebnisse dieser Studie (Analyse der Filtrationsrückstände, Utermöhlzählungen für die Kieler Bucht und

Kieler Förde) der Zooplanktonbiomasse nur einen geringen Anteil am Detrituskohlenstoff zuordnet. Dieses Ergebnis induziert eine geringe Bedeutung des Energie- und Kohlenstofftransfers über die Detritusnahrungskette (diese Betrachtungen berücksichtigen nicht den Detritusabbau via mikrobieller exoenzymatischer Aktivität), was durch den von Menzel & Goering (1966) festgestellten refraktären Charakter von Detritusmaterial erklärt werden könnte. Unter dieser Voraussetzung und gleichzeitiger Berücksichtigung des zweiten Hauptsatzes der Thermodynamik ist eine geringe Zooplanktonbiomasse zu erwarten, da ein Großteil der primär gebildeten Energie und organischen Substanz bereits innerhalb des 'microbial loop' in nicht verwertbare Wärme umgesetzt wurde und somit den durch das Mikro- und Mesozooplankton gebildeten trophischen Ebenen nicht mehr zur Verfügung steht. Bis heute wird, zusammengefaßt unter dem Begriff 'link or sink', die Effizienz der Kopplung des Protozoa - an das Metazoa - Nahrungsnetz (Sherr & Sherr, 1988) kontrovers diskutiert (Pomeroy, 1984; Ducklow et al., 1986; Sherr et al., 1987; Ducklow, 1991). Besonders für pelagiale Systeme mit hohen Primärproduktionsanteilen in der Größenklasse $< 5 \mu\text{m}$ konnte vielfach (zusammengefaßt bei Sherr & Sherr, 1988) nachgewiesen werden, daß nur ein geringer Prozentsatz ($< 20\%$ der Primärproduktion) das Zooplankton erreicht (siehe auch Kapitel 4.7.2.).

Inwieweit die Beobachtungen über den geringen Biomasseanteil des Zooplanktons für die aufgestellten Pelagialstrukturen dieser Arbeit zutreffend sind, kann nicht sicher beurteilt werden. So sind zumindest im Küstenbereich und in flachen Meeresregionen saisonale Ereignisse wie das Auftreten meroplanktischer Larvenformen ebenso denkbar wie z. B. Oszillationen in den Reproduktionszyklen eudominanter Zooplanktonorganismen, die meist mit dem Nahrungsangebot gekoppelt sind und in ihrer Konsequenz zumindest über kurze Zeitskalen den Anteil des Zooplanktons am Gesamt - POC - Gehalt deutlich erhöhen können.

4.2. Kieler Bucht und Kieler Förde

Die hydrographischen Ergebnisse der Kieler Bucht weisen für den gesamten Untersuchungszeitraum eine deutliche Differenzierung der Wassersäule auf, während der Wasserkörper für die Station in der Kieler Förde weniger stark stratifiziert erscheint. Für Brackwassersysteme, die eine Transitionsregion zwischen limnischen und marinen Wasserkörpern darstellen, ergibt sich eine hohe Variabilität und Heterogenität der hydrographischen Bedingungen im mesoskaligen Bereich. Weitere, für Brackwassersysteme typische hydrographische Verhältnisse, die in dieser Studie jedoch nur für die Station in der Kieler Bucht zu erkennen sind, stellen die voneinander mehr oder weniger unabhängigen, vertikal ausgerichteten Wasserkörper dar, die sich durch unterschiedliche Salzgehalte charakterisieren lassen. Aufgrund der hierfür verantwortlichen Verdünnungsprozesse von Wassermassen marinen Ursprungs und der Versalzung von oberflächlich abfließenden Wassermassen limnischen Ursprungs kann die Kieler Bucht und auch die Ostsee im allgemeinen nach der Definition von Cameron & Pritchard (1963) als Ästuar bezeichnet werden.

Hinsichtlich der Nährsalzsituation sind über den gesamten Untersuchungszeitraum vom späten Frühjahr

bis zum Spätsommer für die Kieler Bucht innerhalb der homogenen Deckschicht oligotrophe Verhältnisse (Ammonium bis auf eine Ausnahme im Juni $< 0,3 \mu\text{M dm}^{-3}$; Orthophosphat $< 0,7 \mu\text{M dm}^{-3}$ und Nitrat meist unterhalb der Nachweisgrenze) anzutreffen, die sich im Mai und Juni auch über die durchmischte Wasserschicht hinaus bis auf ca. 18 m erstrecken. Nach Dugdale & Goering (1967) kann somit von einer überwiegend auf der Regeneration von Stickstoffverbindungen basierenden, autotrophen Produktion ('regenerierte Produktion') ausgegangen werden. Als primäre Stickstoffquelle wird sicherlich Ammonium eine große Bedeutung zuzuschreiben sein, jedoch können besonders für die Stickstoffversorgung der Bakterien weitere Quellen wie Harnstoff (Steinmann, 1975; Rheinheimer, 1975), gelöste freie Aminosäuren (Crawford et al., 1974; Billen & Fontigny, 1987), gelöste und kombinierte Aminosäuren (Gocke, 1977; Hoppe, 1978; Hollibaugh & Azam, 1983; Coffin, 1989) und gelöste Nukleinsäuren (Paul et al., 1987 und 1989) genutzt werden. Die im Vergleich zu ozeanischen Regionen (bis $< 1,0 \mu\text{M Si(OH)}_4 \text{ dm}^{-3}$) in der euphotischen Zone verbleibenden, relativ hohen Silikatkonzentrationen von $2,4 - 7,3 \mu\text{M Si(OH)}_4 \text{ dm}^{-3}$ wurden auch für andere Küstengewässer (Paasche, 1980) festgestellt.

Eine in der euphotischen Zone vergleichbare Nährsalzsituation läßt sich für die Station in der Kieler Förde feststellen. Im Gegensatz zur Kieler Bucht ist jedoch für die Station in der Kieler Förde aufgrund der geringeren Stabilität des Wasserkörpers kein deutlicher Anstieg der Nährsalzkonzentrationen in Sedimentnähe zu verzeichnen. Die hohen Orthophosphat- und Silikatkonzentrationen im August könnten durch Einstömungen von nährsalzreichem Tiefenwasser aus der Kieler Bucht in die Kieler Förde verursacht worden sein, eine Erscheinung, die bereits Neuer (1986), Stienen (1986) und Jochem (1987) beschrieben. Insgesamt entsprechen die ermittelten hydrochemischen Ergebnisse sowohl der Kieler Bucht als auch der Kieler Förde den aus den Untersuchungsgebieten bekannten Verhältnissen (Rheinheimer, 1977; Bodungen, 1986; Stienen, 1986; Neuer, 1986; Jochem, 1987).

Die vertikale Ausrichtung der autotrophen Biomassegradienten (Chlorophyll *a*, Phytoplankton-, autotrophe Pikoflagellaten- und Cyanobakterienbiomasse) in der Kieler Bucht folgt weitestgehend der physikochemischen Strukturierung der Wassersäule, d. h. die Verteilungsmaxima befinden sich im Bereich der Thermokline. Demgegenüber zeigt die Station in der Kieler Förde aufgrund der schwach ausgeprägten physikochemischen Zonierung des Wasserkörpers für diese Variablen im Vertikalprofil keine entsprechende Orientierung. Bis auf die Untersuchung im August weist die Kieler Förde meist deutlich höhere Werte auf, was als Ausdruck eines zunehmenden Eutrophierungsgradienten (Stienen, 1986) gewertet werden kann, während die vergleichbaren Werte beider Stationen im August auf eine mögliche, bereits für die Nährsalzkonzentrationen vermutete Einstromsituation von Tiefenwasser aus der Kieler Bucht zurückzuführen sein könnten.

Ausgehend von der nach Smetacek et al. (1984) für die Kieler Bucht erfolgten Einteilung der Sukzessionsphasen von Phytoplanktonorganismen scheint sich dieses Untersuchungsgebiet im Mai aufgrund der Dominanz von Dinoflagellaten und des Auftretens von *Dictyocha speculum* (syn. *Distephanus speculum*) im

Übergang zum 'Sommerstadium' zu befinden, wohingegen die pelagische Situation in der Kieler Förde trotz einer geringen Phytoplanktonbiomasse durch die hohen Anteile der Bacillariophyceen (bis 98 %) am Phytoplanktonkohlenstoff noch auf ein pelagisches 'Frühjahrsstadium' hinweist. Die Artenanalyse für den Monat Juni zeigt eine für die Sommersituation beider Untersuchungsgebiete typische Artenzusammensetzung (Smetacek et al., 1984; Neuer, 1986). Im August zeichnet sich für beide Stationen aufgrund der dominanten Präsenz von Ceratien (*Ceratium tripos*, *C. fusus*) und einer allgemeinen Zunahme der autotrophen Biomasse der Übergang zum 'Herbststadium' ab. Die in ihrer gesamten Variationsbreite ermittelte und über die Wassersäule integrierte Phytoplanktonbiomasse von $0,8 - 9,0 \text{ g C m}^{-2}$ (Kieler Bucht = $0 - 25 \text{ m}$) und $1,3 - 2,8 \text{ g C m}^{-2}$ (Kieler Förde = $0 - \text{maximal } 11 \text{ m}$) entspricht sowohl hinsichtlich der Amplitude als auch in ihrer Variabilität den von Smetacek (1975), Neuer (1986), Stienen (1986) und Jochem (1987 und 1990) veröffentlichten Werten, was auch für die bestimmten Chlorophylla - Konzentrationen gilt.

Entgegen dem zur Kieler Förde ansteigenden Trophiegradienten kommt dem autotrophen Pikoplankton (Pikocyanobakterien, autotrophe Pikoflagellaten) sowohl in der Abundanz als auch in der Biomasse in der Kieler Bucht eine größere Bedeutung zu. Die Kopplung hoher Abundanzen autotropher Pikoplankter an oligotrophe Verhältnisse ist für ozeanische Gewässer seit der Einführung von Polycarbonat - Filtern hinlänglich bekannt (Johnson & Sieburth, 1979; Waterbury et al., 1979) und wurde inzwischen auch für boreale Küstengewässer vor allem während des Sommers dokumentiert (z. B. Schmaljohann, 1984; Glover et al., 1985; Joint et al., 1986; Jochem, 1987 und 1990).

Bezüglich der jährlichen Abundanzverhältnisse dieser autotrophen Organismengruppen ergeben sich deutliche Unterschiede. So fand Jochem (1987) im Jahr 1986 mit maximal $240 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ in der Kieler Innenförde eine höhere Abundanz der Pikocyanobakterien vor als in der Kieler Bucht (maximal $180 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$), während im Jahr 1989 (Jochem, 1990) der Pikocyanobakterienzahl von maximal $500 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ in der Kieler Bucht die Pikocyanobakterienzahl von ca. $100 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ in der Kieler Innenförde gegenübersteht. Die in dieser Studie (1990) erreichten Pikocyanobakterienabundanzen betragen für die Kieler Innenförde und Kieler Bucht lediglich maximal 25 bzw. $115 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$. Neben der differierenden Höhe der Abundanzen beobachtete Jochem (1987) vor allem für das Jahr 1986 runde bis ellipsoide Zellen von $1,0 - 2,5 \mu\text{m}$ Größe und für das Jahr 1989 (Jochem 1990) eine Mischpopulation aus runden, $0,5 - 1,5 \mu\text{m}$ großen und länglichen, zwischen $0,5 - 1,5 \cdot 0,7 - 2,5 \mu\text{m}$ gemessenen Zellen, während in dieser Studie fast ausnahmslos coccale Pikocyanobakterien mit Zelldimensionen von $0,5 - 1,5 \mu\text{m}$ festgestellt wurden. Die hieraus resultierende, geringere Pikocyanobakterienbiomasse ordnet ihnen in dieser Studie somit bezogen auf die Gesamt - Phytoplanktonbiomasse eine im Vergleich zu den Vorjahren (Jochem, 1987 und 1990) geringere Bedeutung zu.

In der Gegenüberstellung des vorliegenden Datenmaterials von Jochem (1987 und 1990) mit den Ergebnissen dieser Studie ergeben sich auch bezüglich der Abundanz und Biomasse der autotrophen Pikoflagellaten Unterschiede. Während Jochem (1987) im Jahr 1986 relativ hohe Abundanzen von

$25 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} für die Kieler Bucht bzw. $40 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} für die Kieler Förde ermittelte, konnten für den gleichen Untersuchungszeitraum im Jahr 1989 (Jochem, 1990) lediglich Zellzahlen von maximal 5,5 (Kieler Bucht) und $11,0 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} (Kieler Förde) festgestellt werden. Die in dieser Studie ermittelten Zellabundanzen ergeben für die Kieler Bucht deutlich höhere Werte bis maximal $16,5 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} , wohingegen für die Kieler Förde nur maximal $3,0 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} ermittelt wurden. Diese Ergebnisse deuten auf eine hohe Dynamik der Abundanz und Biomasse des autotrophen Pikoplanktons hin, deren jeweilige Amplituden von einer Vielzahl abiotischer und biotischer Stellgrößen sowie von der spezifischen physiologischen Bandbreite der bestandsbildenden Arten abhängig zu sein scheint.

Grundlegende Arbeiten über die Bedeutung des Piko- und Nanophytoplanktons in der Kieler Bucht und Kieler Förde führte neben Moigis (1983) vor allem Jochem (1987 und 1990) durch. Moigis (1983) fand, daß die Verteilung der Biomasse des autotrophen Nanoplanktons (ausgedrückt in Chlorophyll *a*) in erster Linie von der Orthophosphatkonzentration als limitierendes Nährsalz, von der Lichteinstrahlung und vom Dichtegradienten abhängig ist, Bedingungen, die optimal nur während der Sommerperiode im Pelagial borealer Klimagürtel vorzufinden sind. Da in dieser Studie für beide Untersuchungsgebiete die Konzentrationsverhältnisse für Orthophosphat in der euphotischen Zone vergleichbar sind, kann vermutet werden, daß besonders der stärkere Dichtegradient in der Kieler Bucht für eine größere Abundanz dieser Planktonorganismen in diesem Untersuchungsgebiet verantwortlich ist. Ein fördernder Einfluß auf die Nanophytoplanktonentwicklung durch die Ausbildung eines Dichtegradientens berichtete auch Boney (1970).

Die Bedeutung der autotrophen Pikoflagellaten und Cyanobakterien als wichtige trophodynamische Komponente borealer, pelagischer Systeme untersuchte Jochem (1990) mittels 'Serial Dilution Experiments'. Die mit anderen Studien in ihrer Größenordnung gut übereinstimmenden Wachstums- und Wegfraßraten (Jochem, 1990) weisen diesen planktonischen Organismen im sommerlichen Pelagial der Kieler Bucht einen effektiven Transfer ihrer Biomasse in höhere trophische Stufen zu.

Eine in diesem Zusammenhang wichtige Strukturkomponente stellen die heterotrophen Nanoflagellaten dar, weil sie den Energie- und Biomassefluß zwischen der autotrophen Pikoplanktonproduktion und der heterotrophen mikrobiellen Sekundärproduktion zu höheren trophischen Ebenen im pelagialen Nahrungsgefüge vermitteln. Entsprechend der höheren Abundanz des Pikophytoplanktons konnten in der Kieler Bucht zwischen Mai und Juni auch die höchsten Zellzahlen und die höchste Biomasse für die heterotrophen Nanoflagellaten ermittelt werden, wohingegen für die Kieler Bucht im August und die Kieler Förde für den gesamten Untersuchungszeitraum trotz höherer Bakterienabundanzen geringere Werte vorgefunden wurden. Im Vergleich mit Daten von Galvao (1990) aus den Jahren 1988 und 1989 ergeben sich für die Kieler Innenförde mit $3,5 - 16,6 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} vergleichbare Abundanzen, jedoch wurde von Galvao (1990) mit $15 - 130 \text{ mg C m}^{-3}$ eine bis um den Faktor 3 höhere Biomasse ermittelt. Die Station Boknis Eck in der Kieler Bucht zeigt im Datenvergleich ein reverses Bild. In dieser Studie wurden für diese Station Werte mit maximal $42,6 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $77,2 \text{ mg C m}^{-3}$ festgestellt, während Galvao (1990) mit maximal

$6,0 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $50,0 \text{ mg C m}^{-3}$ z. T. deutlich geringere Zahlen konstatierte.

Die horizontale und vertikale Verteilung der Abundanz der heterotrophen Nanoflagellaten deutet eine Beziehung vor allem zum autotrophen Pikoplankton an, die auch Galvao (1990) beobachtete. Von vielen Autoren konnte neben der Ingestion von Bakterien auch eine deutliche Rekrutierung von Pikocyanobakterien von täglich bis $> 50\%$ der Pikocyanobakterienbiomasse (z. B. Hagström et al., 1988; Iturriaga & Mitchell, 1986; Iturriaga & Marra, 1988; Jochem 1990) und autotrophen Pikoflagellaten (Jochem, 1990) zur Deckung ihres Kohlenstoffbedarfs festgestellt werden. Aufgrund der oft berichteten, hohen Wachstums- und Ingestionsraten dieser opportunistischen Organismengruppe (z. B. Fenchel, 1982; Goldman & Caron, 1985) ergeben sich hohe, mit der Respiration gekoppelte Remineralisierungsraten von Nährsalzen, weshalb dieser Planktongruppe eine Schlüsselrolle bezüglich der Remineralisationsprozesse in der Wassersäule (u. a. Azam et al., 1983; Sherr et al., 1983; Goldman et al., 1985) zuzuordnen ist.

Aus der unterschiedlichen Verteilung der Abundanz und Biomasse der Bakterien in beiden Untersuchungsgebieten können Rückschlüsse hinsichtlich des organischen Trophierungsgrades gezogen werden. So wurden in der Kieler Bucht $0,5 - 2,3 \cdot 10^{12}$ Bakterienzellen m^{-3} bzw. $10 - 79 \text{ mg}$ Bakterienkohlenstoff m^{-3} ermittelt, wohingegen in der Kieler Förde eine deutlich höhere Abundanz ($1,3 - 4,5 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3}) und Biomasse ($25 - 105 \text{ mg C m}^{-3}$) der Bakterien angetroffen wurde. Ein Vergleich dieser Ergebnisse mit Untersuchungen von Zimmermann (1977) ergibt für diese Untersuchungsgebiete sowohl bezüglich der Bakterienabundanz als auch bezüglich der Bakterienbiomasse eine gute Übereinstimmung, wenn der von Zimmermann eingesetzte Konversionsfaktor für die Bakterienbiomasse an die in dieser Studie verwendete Funktion angeglichen wird. Hinsichtlich der Ergebnisse von Galvao (1990) zeigen sich z. T. um den Faktor $1,5 - 2,5$ höhere Abundanzmaxima für die Kieler Bucht und Kieler Förde, während aufgrund der von Galvao (1990) ermittelten, geringeren mittleren Zellvolumina der Bakterien in der Kieler Förde annähernd gleiche Biomasseverhältnisse und in der Kieler Bucht eine um den Faktor $1,5$ höhere Bakterienbiomasse anzutreffen sind.

Die hohen Abundanzwerte in der Kieler Förde deuten auf eine höhere Konzentration an im Wasser gelösten und suspendierten organischen Stoffen hin. Aufgrund der im Vergleich zur Kieler Bucht meist etwas höheren Phytoplanktonbiomasse pro m^3 in der Kieler Förde läßt sich auch ein direkt vom Phytoplankton stammender, höherer Anteil an organisch gelöster Substanz ableiten. Die Phytoplanktonkohlenstoffgehalte beider Stationen zeigen jedoch keinen besonders markanten Unterschied, so daß neben einer möglichen autochthonen organischen Kohlenstoffquelle - basierend auf der Produktivität des Phytoplanktons - in erster Linie wohl allochthone Einträge aus den Wasserzuflüssen der Schwentine und dem Nord - Ostsee - Kanal sowie urbane Abwasser- und Industrieleitungen für die höhere Konzentration an gelöstem und suspendiertem organischem Material in der Kieler Förde verantwortlich sind. Weitaus deutlicher als mit der Gesamtbakterienzahl lassen sich relative Konzentrationen von labilem, organischem Material im Meerwasser über die Zahl der Saprophyten nachweisen. So konnten Gocke (1975) und Rheinheimer (1977) gegenüber der

Abnahme von Bakterienabundanz um 1/3 bzw. 1/2 von der Kieler Innenförde zur Kieler Bucht eine deutliche Reduzierung der Saprophytenzahl um den Faktor 1/400 bzw. 1/50 feststellen. Daß von der Kieler Förde bis in die Gotlandsee große Unterschiede bezüglich der gelösten organischen Fracht bestehen, zeigen Untersuchungen von Dawson & Pritchard (1978), die für freie Aminosäuren einen Konzentrationsbereich von 50,5 - 84,0 (Kieler Förde) und 4,5 - 38,6 $\mu\text{g dm}^{-3}$ (Bornholmbecken, Danziger Bucht, Gotlandtief) ermittelten.

Der Verlauf der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion weist die von allen mikrobiologischen Variablen größten Schwankungen auf. Besonders augenfällig ist, daß diese Ratenvariable über eine zeitliche Skala betrachtet keine große Beziehung zu den mikrobiellen Bestandsvariablen (Bakterienabundanz, Bakterienbiomasse) zu besitzen scheint. So wurden bei vergleichsweise hohen Werten für Abundanz und Biomasse der Bakterien generell die niedrigsten Produktionsraten zu Beginn der Untersuchung (Mai) gemessen. Während der Sommerperiode erreichen die mikrobiellen Produktionswerte ihre Maxima (Juni), wobei sich die Erhöhung der bakteriellen Produktivität nicht deutlich in der Abundanzzunahme der Bakterien widerspiegelt, dem Trend der Temperaturerhöhung im Laufe des Untersuchungszeitraumes jedoch weitestgehend folgt. Eine diesbezügliche Ausnahme findet sich an der Station in der Kieler Förde im August, denn obwohl in diesem Monat die höchste Wassertemperatur gemessen wurde, erreicht die mikrobielle Netto - Sekundärproduktion lediglich mit dem Monat Mai vergleichbare Werte. Eine mögliche Erklärung für die geringen mikrobiellen Produktionsraten könnte sich, wie bereits für die anorganischen Nährsalze und die autotrophe Biomasse vermutet, aus dem Einstrom von Tiefenwasser aus der Kieler Bucht ergeben. Somit läßt sich nicht in jedem Fall ein potentieller Einfluß der jeweiligen Wassertemperatur auf die mikrobielle Produktivität postulieren, denn dieser Vektor ist eingebunden in eine multifunktionelle Matrix stimulierender und inhibierender Umweltfaktoren wie sie z. B. Qualität und Quantität der organischen Nährstoffe darstellen. Eine umfassendere Diskussion über die mögliche Beziehung physiologischer Ratenvariablen zur Wassertemperatur und ihre Bedeutung als funktionale Stellgröße zur Steuerung pelagialer Prozesse sowie die sich hieraus ergebenden Konsequenzen für den Material- und Energiefluß innerhalb pelagialer Systeme erfolgt im Kapitel 4.7.2..

Analog zur Verteilung der Bakterienabundanz lassen sich auch für die mikrobielle Netto - Sekundärproduktion in der Kieler Förde gegenüber der Kieler Bucht höhere absolute Raten nachweisen (Kieler Förde: 15,0 - 95,7 $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$; Kieler Bucht: 2,8 - 54,4 $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$). Ein direkter Vergleich der bakteriellen Produktionswerte ist aufgrund fehlender Meßserien für die Kieler Förde nicht möglich. Für die Station Boknis Eck in der Kieler Bucht hingegen existieren mikrobielle Produktionsdaten von Giesenhagen (pers. Mitteilung), die unter Berücksichtigung der verwendeten Konversionsfaktoren ca. die Hälfte der in dieser Studie ermittelten Produktionswerte erreichen. In der Literatur finden sich für küstennahe Meeresregionen Produktionsdaten zwischen 2,4 und 64,0 $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (Riemann et al., 1984; Paul et al., 1985; Sphndergaard et al., 1985) und weisen somit in Bezug auf diese Studie die gleiche Größenordnung auf. Die in dieser Arbeit bis um den Faktor 2 höhere bakterielle Produktivität könnte durch den stärkeren Trophiegrad, der besonders für die Kieler Förde charakteristisch ist, erklärt werden. Auch der Bereich der vorgefundenen

Verdopplungszeiten der bakteriellen Biomasse korrespondiert mit 0,5 - 7,7 Tagen gut mit den in der Literatur dokumentierten Werten von 0,5 - 2,3 Tagen (Hanson et al., 1986; Turley & Lochte, 1985: umgerechnet von Thingstad (1987)).

Die vertikale Verteilung der pDNA - Konzentration folgt prinzipiell dem Verteilungsmuster mikrobieller Variablen (Abundanz, Biomasse, Produktivität). Demzufolge konnten für die Beziehungen des pDNA - Gehaltes zu diesen Variablen Korrelationskoeffizienten um $r = 0,8$ errechnet werden. Da sich das Muster der Verteilung der pDNA - Konzentration innerhalb der Wassersäule nicht immer mit den gemessenen mikrobiologischen Variablen deckt, impliziert es einen zusätzlichen lokalen Einfluß anderer Organismengruppen, der sich jedoch nicht in jedem Fall in der Gesamtheit der in dieser Studie erfaßten Vertikalprofile der Abundanzen der bestimmten Organismengruppen widerspiegelt. Die Möglichkeit, daß ein Teil der pDNA eventuell mit nicht lebenden Partikeln assoziiert ist, kann nicht vollständig ausgeschlossen werden und soll im Kapitel 4.6. umfassender diskutiert werden. Des weiteren können unter Umständen die Filtrationseigenschaften bestimmter Zellen die pDNA - Konzentration beeinflussen. Fragile Zellen (z. B. 'nackte' Flagellaten, Ciliaten) können durch die bei Filtrationen auftretenden Scherkräfte und mögliche osmotische Belastungen zerstört werden und sind somit mikroskopisch nicht mehr detektierbar, während ein Teil der Makromoleküle z. B. durch Van der Waalsche Wechselbeziehungen sowie weitere Adsorptionsvorgänge an die Filteroberfläche gebunden werden kann. So konnte Jochem (1987 und 1990) für die Kieler Bucht und Kieler Förde die hohen prozentualen Chlorophyll *a* - Anteile der Größenfraktion $< 2 \mu\text{m}$ nicht durch fluoreszenzmikroskopische Abundanzaufnahmen des autotrophen Pikoplanktons nachweisen. Da für die Untersuchungen in der Kieler Bucht und Kieler Förde keine Vorfiltration der Proben erfolgte, ist eine Erhöhung der pDNA - Konzentration auch durch lokal zusätzlich filtrierte, größere, metazoische Zooplankter, die einen hohen pDNA - Zellgehalt besitzen können, denkbar.

Bisher wurden über den pDNA - Gehalt in vergleichbaren Meeresgebieten nur wenige Arbeiten publiziert, von denen nur in drei Quellen (Paul & Myers, 1982; Paul & Carlson, 1984; Paul et al., 1985) die Hoechstfarbe 33258 zur Bestimmung der pDNA - Konzentration verwendet wurde. In diesen Veröffentlichungen werden pDNA - Mittelwerte für küstennahe Untersuchungsgebiete von 10,6 - 19,6 mg pDNA m^{-3} (Golf von Mexiko), für den Atlantischen Ozean (15 km Küstenlinie) von 27 mg pDNA m^{-3} , innerhalb des Tampa Bay - Ästuars von 17,5 - 42,6 mg pDNA m^{-3} und für den Bayboro Hafen (Süd - Kalifornien) von $> 100 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ angegeben. Des weiteren existieren pDNA - Oberflächenwerte, gemessen mit der DABA - Methode, von Holm - Hansen (1968), die entlang der Küste von Süd - Kalifornien (La Jolla) zwischen 4 und 30 mg pDNA m^{-3} erreichten und von Falkowski & Owens (1982), gemessen mit dem Fluorochrom DAPI, die für eine Atlantikbucht (Nordosten der USA) zwischen 2,2 und 12,9 mg pDNA m^{-3} betrugen. Die in dieser Studie ermittelten Extremwerte für beide Untersuchungsgebiete (8,3 - 56,1 mg pDNA m^{-3}) fügen sich somit gut in bisher bestimmte pDNA - Konzentrationen ein.

Die deutliche Beziehung der pDNA - Konzentration zur Bakterienzellzahl drückt sich sowohl in ihren

hohen prozentualen Anteilen innerhalb der von Bakterien dominierten Größenfraktion $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$ als auch in dem hohen Korrelationskoeffizienten der pDNA - Konzentration zur Bakterienabundanz aus. Dieser Sachverhalt läßt sich für alle aquatischen Ökosysteme generalisieren, da die Abundanz der Bakterien die der anderen Organismengruppen meist weit übertrifft (u. a. Sieburth, 1976; Williams, 1981; diese Studie). Jüngste Arbeiten von Sieburth et al. (1988), Bergh et al. (1989), Proctor & Fuhrman (1990) und Bratbak et al. (1990) weisen auf die Präsenz von Viren hin, deren Abundanz ein Mehrfaches der Bakterienabundanz betragen kann (Bereich: $< 10^{10} - > 10^{13} \text{ Viren m}^{-3}$). Für diese Studie ist dieses jedoch bedeutungslos, da zum einen bedingt durch die Größe ein Verbleib der Virenpartikel auf $0,2 \mu\text{m}$ Nucleopore - Filtern unwahrscheinlich erscheint und zum anderen nur ein Teil der Viren doppelsträngige DNA, mit der das Hoechstfluorochrom ausschließlich reagieren kann, enthält.

Für die in der Kieler Bucht durchgeführte Größenfraktionierung zur Ermittlung des pDNA - Gehaltes im Frühjahr (01.03.90) vor Beginn der Hauptuntersuchungen in der Kieler Bucht und Kieler Förde erreichen die Größenklassen $\geq 0,2 - < 0,6$ und $\geq 0,6 - 1 \mu\text{m}$ zusammengefaßt zwischen 70,5 und 80,2 % des pDNA - Gesamt - Gehaltes und stimmen somit sehr gut mit den Ergebnissen (70 - 99 %) von Paul & Myers (1990) und Paul et al. (1985) überein. Lediglich Paul & Carlson (1984) dokumentierten für pDNA - Proben aus dem Süß- und Brackwasserbereich mit 40 - 54 % einen niedrigeren prozentualen pDNA - Anteil in dieser Größenfraktion und lokalisierten einen hohen pDNA - Beitrag zusammen mit hohen Chlorophyll *a* - Anteilen im Größenbereich von $3 - 12 \mu\text{m}$, was zeigt, daß im Küstenbereich durchaus ein signifikanter Beitrag zum Gesamt - pDNA - Gehalt durch die Abundanz von Phytoplankton geleistet werden kann. Ebenfalls in guter Übereinstimmung mit den in der Literatur vorhandenen Werten befindet sich der für diese Untersuchungsgebiete errechnete Korrelationskoeffizient der pDNA - Konzentration zur Bakterienabundanz von $r = 0,82$ gegenüber $r = 0,90$ (Paul & Myers, 1982) und $r = 0,87$ (Paul et al., 1985). So wie in dieser Studie wurde auch von Paul et al. (1985) ein positiver Ordinatenabschnitt berechnet, der jedoch mit $2,66 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ im Vergleich zu den $6,19 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ dieser Studie deutlich geringer ausfällt. Der geringere positive Ordinatenabschnitt kann zum einen erklärt werden mit der linearen Regressionsanalyse, die die Autoren lediglich für pDNA und Bakterienabundanzen der Größenfraktion $< 1 \mu\text{m}$ durchführten und zum anderen durch die regionalen Unterschiede, da neben küstennahen in der Hauptsache küstenferne Stationen im Golf von Mexico untersucht wurden. Eine Relativierung der in dieser Studie berechneten Regressionsgeraden ergibt sich aus dem 95 %igen Konfidenzintervall, das den Ordinaten Schnittpunkt zwischen $1,1$ und $10,9 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ festlegt. Die von Paul & Myers (1982) durchgeführte Regressionsberechnung weist keinen positiven Ordinatenabschnitt auf, ist aber aufgrund der geringen Datenpunkte (5) und dem Wertebereich der Variablen (ca. 1 Größenordnung) nur mit Vorbehalten interpretierbar.

Werden für die Regressionsanalyse alle ermittelten auto- und heterotrophen Zellzahlen zugrunde gelegt, steigt der Korrelationskoeffizient nur unwesentlich von $r = 0,821$ auf $r = 0,824$ und der positive Ordinaten Schnittpunkt sinkt mit $0,34 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ geringfügig auf $5,85 \text{ mg pDNA m}^{-3}$ ab. Obwohl in jedem

Fall systematische Fehler der angewandten Methoden zur Bestimmung der Abundanzen der Organismengruppen anzunehmen sind, würde sich der errechnete Ordinatenabschnitt in dieser Höhe nicht erklären lassen. Inwieweit die Regressionsanalyse ein probates Mittel zur Abschätzung des Einflusses von in dieser Arbeit nicht erfaßten Organismen des Mikro- und möglicherweise auch des kleineren Mesozooplanktons sowie von mit nicht lebenden Partikeln assoziierter pDNA auf den Gesamt pDNA - Gehalt ist, wird im Kapitel 4.6. diskutiert.

Die Analyse der Ergebnisse unter saisonalen Gesichtspunkten ergibt neben den bereits von Smetacek (1984) diskutierten Sukzessionsstadien des Phytoplanktons auch für die anderen bestimmten Variablen eine zeitliche Abhängigkeit der Abundanz und Biomasse. Hierbei lassen sich deutliche Unterschiede hinsichtlich der zeitlichen Verteilung von autotrophen und heterotrophen Variablen beobachten. Tendenziell erreichen die heterotrophen Komponenten bezogen auf Abundanz und Biomasse im Juni ihre Maximalwerte, während - mit einer Ausnahme für die Kieler Innenförde im Mai für die Chlorophyll *a* - Konzentration sowie Abundanz und Biomasse der autotrophen Pikoflagellaten - die autotrophen Bestandsvariablen im August die höchsten Werte zeigen. Die gleiche saisonale Anordnung läßt sich für die integrierte und auf 1 m^3 relativierte Biomasse der heterotrophen und autotrophen Organismengruppen beobachten, die im weiteren detaillierter diskutiert werden.

Der Interpretation der angetroffenen pelagialen Strukturen auf der Basis der Biomasse und der Betrachtung unter saisonalen Aspekten muß folgende Einschränkung vorangestellt werden: aufgrund der *Euler'schen Untersuchungsstrategie* ist es nicht möglich, die Ergebnisse als direkte biologische Sukzessionsfolge zu interpretieren, da die Messungen infolge der komplexen hydrographischen Dynamik innerhalb der Kieler Bucht (Lenz, 1977a) und Kieler Förde (Kändler, 1959) nicht in gleichen Wasserkörpern durchgeführt werden konnten. Dennoch wurden die Messungen in Wasserkörpern vorgenommen, die für diese Untersuchungsgebiete die der Jahreszeit entsprechenden physikochemischen und biologischen Bedingungen aufwiesen (s. o.) und sich somit auch saisonal interpretieren lassen. Eine Bilanzierung der Pools und der Gesamtbiomasse über die Zeit kann jedoch aufgrund der angeführten Aspekte nur relativ erfolgen.

Für den integrierten und relativierten Gesamt - POC - Gehalt der Kieler Bucht ist von Mai bis August ein Anstieg von $372,0\text{ mg C m}^{-3}$ auf $558,9\text{ mg C m}^{-3}$ zu verzeichnen, während in der Kieler Förde im Mai mit $802,3\text{ mg C m}^{-3}$ ein doppelt so hoher Gesamt - POC - Gehalt erreicht wird, der jedoch im Juni und August auf $750,2\text{ mg C m}^{-3}$ absinkt und sich somit über die Zeit eher konstant verhält. Eine Zunahme der POC - Gesamtkonzentration für die Kieler Bucht und Kieler Förde in den Sommermonaten wurde von Lenz (1974 und 1977b) beschrieben, der den Anstieg in erster Linie mit dem wechselnden Planktongehalt erklärt, was für die Kieler Bucht in dieser Studie bestätigt wird. Demgegenüber stehen die Beobachtungen für die Kieler Förde, die tendenziell eher eine Abnahme des Gesamt - POC - Gehaltes anzeigen. Der zumindest in diesem Untersuchungszeitraum im Vergleich zur Kieler Bucht geringere Phytoplanktonzuwachs, der in der Kieler Bucht maßgeblich zu einer Erhöhung der Gesamt - POC - Konzentration führte, könnte die annähernd

konstanten POC - Verhältnisse in der Kieler Förde erklären. Zusätzlich sind für die Kieler Förde aufgrund des urbanen Umfeldes voneinander abweichende allochthone POC - Eintragsraten denkbar, denen im Netto - Effekt eine wichtige Stellgröße im Gesamt - POC - Gehalt des Wasserkörpers zukommen kann.

Bis auf eine Ausnahme (Kieler Bucht im August) bildet die künstliche Gruppierung 'Detritus / Zooplankton' den Hauptanteil (28,1 - 70,6 %) am Gesamt - POC - Gehalt. Dabei läßt sich von Mai bis August eine Abnahme dieser Fraktion sowohl in absoluter als auch in relativer Skala feststellen, die für die Station in der Kieler Bucht (von 239,1 auf 156,9 mg C m⁻³ bzw. von 64,3 auf 28,1 %) deutlicher ausfällt als für die Station in der Kieler Förde (von 566,6 auf 340,5 mg C m⁻³ bzw. von 70,6 auf 45,4 %). Insgesamt entspricht der prozentuale Anteil dieser Fraktion unter Vernachlässigung der Mikro- und Mesozooplanktonbiomasse den in der Literatur dokumentierten Beiträgen am Gesamt - POC - Gehalt (s. Kap. 4.1.5.). Auch im Vergleich mit den von Lenz (1974) durchgeführten Untersuchungen für die Kieler Bucht zeigt sich eine relativ gute Übereinstimmung der Werte. Inwieweit der Rückgang der 'Detritus / Zooplankton' - Fraktion, die sich vor allem aus Detritus zusammensetzt (vgl. Kap. 4.1.5.), über detritivore Organismen und / oder durch die extrazelluläre enzymatische Aktivität von v. a. partikelbesiedelnden Bakterien (Kim, 1985; Hoppe, 1986) erfolgt oder von der mitgeführten Gesamt - POC - Fracht der jeweils untersuchten Wasserkörper abhängig ist, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht beurteilt werden.

Die Untersuchungen von Menzel & Goering (1966) sowie die Beobachtungen von Riley et al. (1965) über die vertikale Uniformität der Detritus - Kohlenstoffkonzentration weisen ebenso wie die bei Parsons et al. (1984) zusammengefaßte Literatur über die vorgefundene chemische Detrituszusammensetzung auf den überwiegend refraktären Charakter von Detrituspartikeln hin. Folglich läßt sich vermuten, daß eine Metabolisierung von Detrituspartikeln aufgrund ihrer stoffwechselphysiologischen Vielseitigkeit überwiegend durch Bakterien und Pilze erfolgt. Unlängst konnten Newell et al. (1981) und Hopkinson et al. (1989) für Küstenbereiche zeigen, daß Detritusmaterial hauptsächlich über Bakterien dem Nahrungsnetz wieder zugeführt wird. Da die Abundanz von an Partikeln gehefteten Bakterien meist < 5 % der Gesamtbakterienzahl ausmacht (Literatur zusammengefaßt bei Alldredge et al., 1986) und sich ihre zellspezifischen Produktionsraten nicht immer wesentlich von freilebenden Bakterienzellen unterscheiden (Alldredge et al., 1986), kommt ihnen bezogen auf den Material- und Energiefluß zumindest innerhalb des Epipelagials nur eine untergeordnete Rolle zu. Es kann jedoch vermutet werden, daß der Detritus - Pool besonders in Zeiten mit geringen, für das Bakterioplankton gut zu assimilierenden DOC - Konzentrationen als biologischer Puffer dient, da die Konvertierung des POM zu DOM über die extrazelluläre Enzymaktivität im Überschuß erfolgt und somit auch freilebenden Bakterien zur Verfügung steht (Hoppe, 1983 und 1984).

Deutliche saisonale Unterschiede ergeben sich für die Untersuchungsgebiete bezüglich der maximalen Phytoplanktonbiomasse, die sowohl absolut (364,2 mg C m⁻³) als auch prozentual bezogen auf den Gesamt - POC - Gehalt (65,2 %) in der Kieler Bucht höhere Werte erlangt als in der Kieler Innenförde (320,2 mg C m⁻³ bzw. 42,7 %) und in beiden Fällen im August ihre Maxima erreicht. Insgesamt reflektieren in dieser

Untersuchung Artenzusammensetzung sowie Phytoplanktonbiomasse die pelagische Sukzession von der späten Frühjahrsphase über die Sommer- bis hin zum Beginn der Herbstsituation (s. o.). Diese biologischen Sukzessionsprozesse verlaufen parallel zur Stratifizierung des Wasserkörpers vom Frühjahr bis zum Sommer. Bereits Ende Juli oder im August kann aufgrund sich verändernder hydrographischer und chemischer Rahmenbedingungen in der Wassersäule (Smetacek et al., 1984; Jochem, 1990) der Übergang in die pelagiale Herbstsituation erfolgen. Dieses deutet sich für die Probennahmen im August an, in dem sich für die Station in der Kieler Bucht im Vergleich zu den Vormonaten eine schwächere thermohaline Stratifizierung erkennen läßt. Für die Änderung der Phytoplanktonkomposition und -biomasse in der Kieler Förde wird eher der vermutete Einstrom von nährsalzreichem Tiefenwasser aus der Kieler Bucht verantwortlich sein.

An die Sukzession der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons ist gleichzeitig eine Sukzession ökologischer Strukturen gekoppelt. Während die Biomasse der Organismengruppen, die die unteren trophischen Ebenen repräsentieren (Bakterien, Pikocyanobakterien, heterotrophe Nanoflagellaten, autotrophe Pikoflagellaten, Ciliaten und Tintinnen), im Mai und August zwischen 6,8 und 14,4 % der Gesamt - POC - Konzentration ausmacht, steigt ihr Anteil im Juni auf 21,5 (Kieler Förde) bzw. 21,7 % (Kieler Bucht) an. Dieser Zuwachs basiert vor allem auf einer Zell- und Biomassezunahme der Bakterien, die eine generelle Biomassedominanz innerhalb dieser Organismengruppen aufweisen. Dokumentiert wird dieses sowohl durch ihre Biomasse als auch durch ihren prozentualen Anteil am Gesamt - POC - Gehalt, die beide im besagten Monat auf annähernd das Doppelte steigen, während sich die Biomasse der anderen Organismengruppen dieser Fraktion über den gesamten Untersuchungszeitraum eher konservativ verhält. Die saisonale Sukzession der autotrophen Komponenten u. a. in der Kieler Bucht und Kieler Förde wurde von Jochem (1987 und 1990) untersucht. Aus seinen Arbeiten geht hervor, daß während der Sommerphase der Hauptteil der autotrophen Biomasse und Produktion vom Pikoplankton gebildet wird, wohingegen in den Übergangsphasen mittlere und größere Phytoplanktonarten dominieren.

Wie die Biomassemaxima der Bakterien erreichen auch ihre integrierten und auf 1 m^3 relativierten Netto - Sekundärproduktionsraten mit 24,6 (Kieler Bucht) und $98,3 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (KielerFörde) im Juni Höchstwerte. Die hohe Aktivität der Bakterien weist zu dieser Zeit eine partikuläre Netto - Produktion von 6,2 bzw. 13,1 % (Kieler Bucht bzw. Kieler Förde) am Gesamt - POC - Gehalt der Wassersäule auf. Dem stehen für die Monate Mai und August mikrobielle Produktionsraten von $3,9 - 23,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ bzw. ein auf die POC - Gesamtkonzentration bezogener prozentualer Anteil von 0,9 - 4,2 % gegenüber. Wird der Bereich der in der Literatur beschriebenen mikrobiellen Produktionseffizienzen von 50 - 60 % (Calow, 1977; Cole et al., 1982 und 1984) berücksichtigt, so läßt sich eine tägliche Brutto - Kohlenstoffassimilation der Bakterien von etwa 1,5 bis 26,2 % des vorhandenen POC - Pools errechnen, wobei mit 10,2 (Kieler Bucht) und 26,2 % (Kieler Förde) die Maximalwerte ebenfalls für den Juni zu verzeichnen sind. Obwohl Bakterien ihren Kohlenstoffbedarf aus dem Pool gelöster niedermolekularer organischer Substrate decken können, demonstriert diese anteilsmäßige Gegenüberstellung zum POC - Gesamtgehalt der Wassersäule die große Bedeutung, die Bakterien für den Energie- und Materialfluß selbst in küstennahen Pelagialsystemen erlangen können. Die im Mai und Juni im

Vergleich zur Kieler Bucht um ca. Faktor 4 höheren integrierten und auf 1 m^3 relativierten mikrobiellen Produktionsraten in der Kieler Förde beruhen auf Integrationseffekten, die durch die unterschiedlichen Wassertiefen der Stationen und einen größeren Gradienten für diese Variable in der Kieler Bucht verursacht werden. Dieses gilt jedoch nicht für die Biomassevariablen, die tendenziell mit den Integrationswerten der physikochemisch definierten Wasserkörper der jeweiligen Stationen als auch im Vergleich der Einzeltiefen in guter Übereinstimmung stehen, so daß im Rahmen dieser Studie eine Gesamtintegration für die Strukturbeschreibung der pelagialen Systeme gerechtfertigt erscheint.

Eine Sukzessionsfolge im Pelagial läßt sich somit über den Wechsel dominanter Phytoplanktonarten (z. B. Smetacek et al., 1984) und die Aufteilung der autotrophen Komponenten in unterschiedliche Größenstrukturen (Jochem, 1987 und 1990) als auch in der saisonalen Verteilung der Biomasseanteile heterotropher Organismen beschreiben. Als primärer Prozeß zur tiefgreifenden Umstrukturierung der biologischen Systemkomponenten während des Wechsels von der Frühjahrs- in die Sommersituation des Pelagials ist die aus dem erhöhten oberflächlichen Wärmefluß resultierende Stratifizierung der Wassersäule zu nennen, die in ihrer Konsequenz zu einer hydrochemischen Kompartimentierung des Wasserkörpers führt. Autotrophe Produktionsraten in der Deckschicht basieren immer mehr auf den vom System zu regenerierenden Nährsalzen ('regenerierte Produktion' sensu Dugdale & Goering, 1967), die im Sinne des 'microbial loop' (Azam et al., 1983) zum größten Teil durch die Respirationsaktivität heterotropher Mikroorganismen zur Verfügung gestellt werden, was u. a. ihr erhöhter prozentualer Anteil am Gesamt - POC - Gehalt als auch ihre Biomasse zur Zeit der fortgeschrittenen Stagnationsphase der Wassersäule dokumentiert. Mit der Reduzierung des Dichtegradienten wie sie sich für die Kieler Bucht im August andeutet bzw. mit dem vermuteten Einstrom von Tiefenwasser aus der Kieler Bucht in die Kieler Förde könnten durch einen u. a. erhöhten Nährsalzfluß in den Oberflächenbereich der Wassersäule die Änderung der Phytoplanktonartenzusammensetzung sowie die v. a. für die Kieler Bucht deutliche Zunahme der Phytoplanktonbiomasse erklärt werden. Aufgrund des höheren Anteils der 'neuen Produktion' an der Gesamtprimärproduktion sinkt die Bedeutung der erfaßten heterotrophen Komponenten, was auch auf sich verändernde Rahmenbedingungen für diese Organismengruppen hindeutet.

Eine detailliertere Analyse und Diskussion der in diesem Untersuchungsgebiet vorgefundenen pelagialen Strukturen sowie die Ausarbeitung der hierfür möglichen relevanten Stellgrößen und Prozesse erfolgt im Kontext mit den Ergebnissen der anderen Untersuchungsgebiete dieser Studie im Kapitel 4.7.2..

4.3. Zentrale Ostsee

Mittels des *Lagrange'schen* Ansatzes sollte in der zentralen Ostsee (Bornholm- und Gotlandsee) in Form von Prozeßstudien die Organisation und Dynamik des sommerlichen Pelagials unter Berücksichtigung mikrobiologischer Stellgrößen untersucht werden. Darüber hinaus lassen sich im Vergleich zur Sommersituation der Kieler Bucht und Kieler Förde für diese saisonale pelagische Phase gemeinsame

Systemzustände erfassen und außerdem - bedingt durch die z. T. differierenden abiotischen Bedingungen in den beiden Untersuchungsregionen (u. a. Salinität, allochthone Einträge, vertikale Distanzen) - mögliche Unterschiede zwischen ihnen herausarbeiten, die im Kapitel 4.7.2. ausführlich diskutiert werden.

Die für die zentrale Ostsee zu erwartende hydrographische Kompartimentierung der Wassersäule (Siedler & Hatje, 1974) in den Bereich der homogenen Deckschicht, des Winterwassers und des salzreicheren Tiefenwassers konnte in dieser Studie für beide Untersuchungsgebiete bestätigt werden. Dabei konnte für beide Driftgebiete hinsichtlich der temporären Homogenität der hydrographischen und chemischen Variablen eine gute Annäherung an den *Lagrange'schen* Ansatz beobachtet werden, da während des gesamten Untersuchungszeitraumes die Wassersäule nicht oder nur geringfügig durch advective hydrographische Prozesse beeinflusst wurde.

Die vertikale Ausdehnung der Deckschicht erreicht in beiden Driftgebieten 20 bis 23 m. Für die Gotlandsee wurde zusätzlich eine sekundäre Thermokline vorgefunden, die im Verlauf des Untersuchungszeitraumes von 12 - 14 m auf 19 m absinkt und eine weitere, schwach ausgebildete Strukturierung der Deckschicht verursacht. Deshalb kann, bezogen auf dieses Untersuchungsgebiet, nicht von einer völlig durchmischten Deckschicht gesprochen werden. Der thermische Dichtesprung im Oberflächenbereich wird in erster Linie durch die primäre Thermokline verursacht, die somit maßgeblich für die physikochemischen Bedingungen innerhalb des Deckschichtbereiches verantwortlich ist. Aus den Lichtmessungen wurde die 1 % Lichttiefe für den Bereich von 17 - 18 m errechnet. Da unterhalb dieses Bereiches bis in 25 m Wassertiefe nur noch geringe Netto - Primärproduktionsraten gemessen wurden (Scharenberg, 1991), repräsentiert die Deckschicht nahezu vollständig den Bereich der euphotischen Zone. Der gleichzeitig oligotrophe Charakter in diesem Wasserbereich ($< 0,2 \mu\text{M NO}_3$, NO_2 und bis auf eine Ausnahme auch PO_4) weist auf ein Produktionssystem hin, das überwiegend von der Regeneration der Nährsalze abhängig ist. Erst unterhalb der Thermokline mit dem Beginn der Nutrikline kann sich ein überwiegend auf 'neuer Produktion' basierendes Subsystem etablieren, das jedoch aufgrund der lichtbedingt geringen Primärproduktionsraten keine große Bedeutung erlangt.

Der Winterwasserbereich, der sich unterhalb der Thermokline bis zu einer Wassertiefe von 60 (Bornholmsee) bzw. 80 m (Gotlandsee) erstreckt, bildet den inneren Wasserkörper der zentralen Ostsee. Charakteristisch für diese Wasserschicht ist der Konzentrationsanstieg der Nitrat- und Orthophosphatnährsalze (Nutrikline), deren Freisetzung aus den Remineralisierungsprozessen resultiert, die vorwiegend in diesem Bereich der Wassersäule stattfinden. Das primäre Nitritmaximum unterhalb der Thermokline wird von nitrifizierenden Bakterien verursacht, was aufgrund der höheren Lichtempfindlichkeit der Nitrit- gegenüber der Ammoniumoxidation zu einer Nitritakkumulation führt (Olson, 1982). Der Übergangsbereich zum salzreichen bodennahen Wasser ist durch einen vertikalen Salzgehaltsgradienten gekennzeichnet, durch den der vertikale Wärmetransport behindert und die Konvektionsgrenze festgelegt wird. Da eine Tiefenwassererneuerung nur unperiodisch durch advective Prozesse stattfinden kann und

vertikale Austauschraten minimal sind, kann die Stagnation des Tiefenwassers bedingt durch den mikrobiellen Abbau von organischer Substanz zu anoxischen Verhältnissen führen. In dieser Studie wurden anoxische Verhältnisse jedoch nur in der Gotlandsee (150 m) vorgefunden. Während in diesem Tiefenhorizont durch den weiteren mikrobiellen Abbau von organischer Substanz sowie vermutlich eine Mobilisierung von Orthophosphat aus Eisen- und möglicherweise auch aus Kalziumphosphat (Gieskes & Graßhoff, 1969) ein weiterer Anstieg der Orthophosphatkonzentration zu verzeichnen ist, läßt sich für den Nitratgehalt durch mikrobielle Denitrifikationsprozesse eine deutliche Reduzierung feststellen. Insgesamt entsprechen die vorgefundenen physikochemischen Verhältnisse den in der Literatur dokumentierten Werten (Siedler & Hatje, 1974; Graßhof, 1974; Pastuszak, 1984; Wulff & Rahm, 1988).

Entsprechend der vertikalen Ausdehnung der Deckschicht, die mit den Dimensionen der euphotischen Zone gut übereinstimmt, findet sich in diesem Bereich auch eine Konzentrierung der biologischen Biomasse- und Ratenvariablen, deren Maximalwerte und -raten meist für die oberflächennahe Wasserschicht nachgewiesen wurden. Die bereits oben angesprochene horizontale und zeitliche Homogenität der physikochemischen Meßergebnisse spiegelt sich auch in den geringen Standardabweichungen der einzelnen biologischen Variablen der jeweiligen Untersuchungsgebiete wider. Nach dieser Analyse (Tab. 3.4) ergibt sich bezüglich des Deckschichtbereiches eine prozentuale Standardabweichung für die integrierten Einzelmessungen von 13,7 - 33,8 % für die Bornholmsee, während die Gotlandsee mit 4,7 - 22,7 % geringere Abweichungen vom Mittelwert aufweist.

Die Konzentration des partikulären organischen Kohlen- und Stickstoffes weist mit maximal 475 mg C m^{-3} bzw. 76 mg N m^{-3} (Bornholmsee) und 421 mg C m^{-3} bzw. 66 mg N m^{-3} (Gotlandsee) für beide Untersuchungsgebiete im Oberflächenbereich nur geringe Unterschiede auf. Im Vergleich zur Kieler Bucht und Kieler Förde, die während der Sommermonate Juni und August in der Deckschicht POC - und PON - Konzentrationen von $439 - 884 \text{ mg C m}^{-3}$ bzw. $65 - 142 \text{ mg N m}^{-3}$ aufweisen, ergibt sich für den untersuchten zentralen Ostseebereich eine deutlich niedrigere organische Partikelfracht, die vermutlich auf die insgesamt geringeren allochthonen Einträge und den damit zusammenhängenden niedrigen Trophiegrad zurückzuführen ist. Unterhalb der Thermokline ist aufgrund geringer bzw. fehlender autotropher sowie in der Summe überwiegend katabolistischer Prozesse ein deutlicher Rückgang der POC - und PON - Konzentrationen zu verzeichnen.

Der vertikalen Verteilung des POC und PON als Summenvariable schließt sich die Distribution der auto- und heterotrophen Biomassevariablen weitestgehend an. Sowohl die Vertikalverteilung des Chlorophyll *a* als auch Abundanz und Biomasse der autotrophen Pikoflagellaten, Pikocyanobakterien und dominanten Phytoplanktonorganismen (Scharenberg, 1991) zeigen eine klar erkennbare Beziehung dieser autotrophen Systemkomponenten zur Wasseroberfläche und damit zum Lichtangebot, während sich der Bereich der beginnenden Nutrikline nicht deutlich in den Vertikalprofilen darstellt. Dieser Sachverhalt ist im Bereich der Nutrikline durch die geringe Lichtenergie, die für die Photosynthese genutzt werden kann, erklärbar und weist

gleichzeitig den Hauptteil des autotrophen Produktionsgeschehens in der Deckschicht als 'regenerierte Primärproduktion' aus.

Innerhalb des Untersuchungszeitraumes erreichen die Pikocyanobakterien bezüglich ihrer Abundanz und Biomasse den größten Anteil am autotrophen Pikoplankton. Mit Maximalwerten zwischen 190 und $290 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} stimmen diese Zahlen gut mit Zählungen von Jochem (1990) für den Bereich der Arkonasee im August und September 1989 überein. Eine Gegenüberstellung der Epifluoreszenzzählergebnisse mit den durch die Durchflußzytometrie ermittelten Zellzahlen (Scharenberg, 1991), die mit dem gleichen Probenwasser aus der Bornholmsee bestimmt wurden, ergibt für die Zytometrie um den Faktor $> 0,7 - < 9,7$ geringere Zellzahlen. Diese Unterschiede führt Scharenberg (1991) auf den derzeit noch nicht befriedigenden Entwicklungsstand der Durchflußzytometrie für aquatische Untersuchungen zurück. Ein Vergleich der Mittelwerte der Pikocyanobakterienzahl und -biomasse für die homogene Deckschicht von der Kieler Förde (Juni, August) bis zur Gotlandsee ergibt eine stetige Zunahme dieser Organismengruppe um den Faktor 2,6 bzw. 4,0 (Kieler Bucht), 6,7 bzw. 8,9 (Bornholmsee) bis zu 7,2 bzw. 9,2 in der Gotlandsee, die somit dem abnehmenden Trophiegradienten und Salzgehalt in den zentralen Bereich der Ostsee folgt. Ihr ubiquitäres Vorkommen in der oligotrophen Deckschicht von Warmwasser - Ökosystemen (Literatur zusammengefaßt bei Jochem, 1990) ergibt sich u. a. aus dem ökologischen Vorteil des geringen Oberflächen / Volumen - Verhältnisses zur effektiveren Nährsalzaufnahme (z. B. Fogg, 1986; Joint et al., 1986). Außerdem können die Pikocyanobakterien bedingt durch rasche Reaktionen auf geringe Nährsalzerhöhungen (Lehmann & Sandgren, 1982; Glover et al., 1988) sowie die physiologische Anpassung an die Stickstofflimitation durch Stickstoffspeicherung in Form von Phycoerythrin (Glibert et al., 1986) als sehr gut an eine stickstofflimitierte Umwelt angepasste Organismengruppe angesehen werden. Des weiteren benötigen sie aufgrund des bakterienähnlichen C / N - Verhältnisses in Relation zum Phosphor weniger Stickstoff (N : P = 5,3 : 1; Cuhel & Waterbury, 1984).

Für die Abundanz und Biomasse der autotrophen Pikoflagellaten läßt sich entgegen den Untersuchungen von Jochem (1990) kein genereller Trend zur Zunahme in östlicher Richtung feststellen. Für die untersuchten Bereiche der Ostsee weist die Station in der Kieler Bucht im Mai und Juni Abundanzmaxima von $10,9 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $16,5$ mg C m^{-3} auf, die in der zentralen Ostsee nicht erreicht werden. Im Oberflächenbereich der Bornholm- und Gotlandsee wurden lediglich Maxima von $1,5 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3} bzw. $5,9$ mg C m^{-3} vorgefunden. Bezogen auf die Variationsbreite im Deckschichtbereich nehmen diese Untersuchungsgebiete eine mediäre Stellung zwischen der Kieler Bucht und Kieler Förde ein. Ein deutlicher Unterschied läßt sich für die Untersuchungsgebiete der zentralen Ostsee beobachten, da in der Bornholmsee im Vergleich zur Gotlandsee nur etwa die Hälfte der Abundanz und Biomasse dieser Organismengruppe erreicht wird. Aus den Ergebnissen von Jochem (1990) für die Arkonasee im August und September 1989 ergeben sich für die autotrophen Pikoflagellaten höhere Abundanzen (bis zu $17,5 \cdot 10^9$ Zellen m^{-3}). Für den Deckschichtbereich sind die von ihm angegebenen Abundanzrelationen der Pikocyanobakterien zum autotrophen Pikoplankton von 50 - 100 mit den Ergebnissen dieser Studie (Mittelwert = 105) durchaus

vergleichbar. Der Vergleich des Biomasseanteils der autotrophen Pikoflagellaten mit dem der Pikocyanobakterien ergibt lediglich eine um den Faktor 2 - 5 höhere Pikocyanobakterienbiomasse, was auf den wahrscheinlich zu hohen Konversionsfaktor von Smetacek (1975) zurückzuführen ist. Dieser Konversionsfaktor von 1 pg Zelle^{-1} , der für autotrophe Flagellaten mit einem Zelldurchmesser von $3 \text{ }\mu\text{m}$ gilt, berücksichtigt nicht die meist kleineren Zelldimensionen der Pikocyanobakterien, was zu einer Überschätzung ihrer Biomasse führt.

Gegenüber den autotrophen Komponenten weisen die heterotrophen Nanoflagellaten innerhalb der Deckschicht eine größere Variabilität in ihrer Verteilung auf. Auch regional zeigen sie zusammen mit den autotrophen Pikoflagellaten eine um ca. Faktor 2 unterschiedliche Abundanz und Biomasse, wobei sie im Vergleich zu allen anderen Biomassevariablen deckschichtintegrierte Maximalwerte in der Bornholmsee erreichen (vgl. Tab. 3.4). Die hohe Abundanz und Biomasse der heterotrophen Flagellaten läßt sich nur bedingt über die in diesem Seegebiet geringeren 'standing stocks' der potentiellen Nahrungsorganismen (Bakterien, autotrophes Nano- und Pikoplankton) und die für beide Untersuchungsgebiete vergleichbaren Primär- (Scharenberg, 1991) und Sekundärproduktionsraten interpretieren. Eine Erklärung der höheren heterotrophen Flagellatenabundanz und -biomasse als 'historisches Signal', abgeleitet von den für diese Organismengruppe günstigeren trophischen Bedingungen vor Untersuchungsbeginn, scheint nicht wahrscheinlich. Sowohl die vorgefundene Stabilität der Wassersäule als auch eine über den Untersuchungszeitraum mehr oder weniger stabile Abundanz und Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten unterstützen, wie alle anderen biologischen Meßgrößen, mehr die Annahme eines 'steady - state' - Systems mit entsprechend kurzen 'turn - over' - Zeiten. Inwieweit zum Untersuchungszeitpunkt eine von der Gotlandsee abweichende Kopplung der trophischen Beziehungen der heterotrophen Nanoflagellaten zu höheren trophischen Ebenen, repräsentiert durch Flagellaten $> 20 \text{ }\mu\text{m}$, Ciliaten und andere Zooplanktonorganismen ('top down' - Kontrolle), und / oder populationsbedingte Unterschiede in beiden Untersuchungsgebieten zu dieser Diskrepanz führten, läßt sich an dieser Stelle nicht zufriedenstellend beantworten. Aus den von Petersen (1991) innerhalb dieses Projektes durchgeführten Messungen des Netzzooplanktons ($> 300 \text{ }\mu\text{m}$) ergibt sich für die Deckschicht der Bornholmsee eine um den Faktor 0,8 - 0,5 geringere Netzzooplanktonbiomasse und -exkretionsaktivität, was die Möglichkeit einer geringeren 'top down' - Kontrolle der heterotrophen Nanoflagellaten in diesem Untersuchungsgebiet nicht ausschließt.

Im Vergleich zur Sommersituation der Kieler Bucht und Kieler Förde erreichen die heterotrophen Nanoflagellaten im Deckschichtbereich der Bornholmsee eine vergleichbare Abundanz und Biomasse. Nur die für die Gotlandsee ermittelten Konzentrationen liegen ca. um den Faktor 0,5 niedriger. Ebenfalls eine relativ gute Übereinstimmung ergibt sich hinsichtlich des Verhältnisses der bakteriellen zur heterotrophen Nanoflagellatenbiomasse, das für die Deckschichtbereiche der Untersuchungsgebiete in der Kieler Bucht und Kieler Förde sowie in der zentralen Ostsee im Mittel zwischen 1,6 und 4,4 : 1,0 erreicht. Wenn auch eine reine Gegenüberstellung der Biomasse ohne Berücksichtigung der jeweiligen Produktivität keine explizite Aussagekraft besitzt, zeichnet sich dennoch die große trophodynamische Bedeutung der heterotrophen

Nanoflagellaten innerhalb mariner Pelagialsysteme ab. Daß der Kohlenstoffbedarf der heterotrophen Nanoflagellaten während des Sommers die bakterielle Produktion bei weitem übersteigen kann, dokumentierten Kuosa & Kivi (1989) für die östliche Ostsee. Im Kapitel 4.2. wurde bereits dargelegt, daß für den zusätzlichen Energie- und Kohlenstoffbedarf der heterotrophen Nanoflagellaten vor allem dem autotrophen Pikoplankton eine große Bedeutung zukommt.

Eine sowohl vertikal als auch zeitlich homogene Verteilung ergibt sich in beiden Untersuchungsgebieten für die Abundanz und Biomasse der Bakterien. Die mit $< 0,5 - 4,7 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} und $< 6,0 - 86,3$ mg C m^{-3} vorgefundene Abundanz und Biomasse entspricht den Werten, die in diesen Untersuchungsgebieten für den Juli des gleichen Jahres von 'BAMBI 90' ermittelt wurden (Giesenhausen, pers. Mitteilung), sowie den von Rheinheimer et al. (1989) im August 1982 und 1986, Gast & Gocke (1988) und Brettar (1991) im August 1983, 1986 und 1987 in diesen Meeresgebieten durchgeführten Untersuchungen. Unterhalb der Thermokline bis zur Halokline, die aufgrund der ansteigenden Nitratkonzentration auch als Nitrifikationszone bezeichnet werden kann, findet sich bezogen auf die Maximalwerte in der Deckschicht eine um 1/5 bis 1/15 reduzierte Abundanz und Biomasse der Bakterien. An diesen Wasserkörper schließt sich das über längere Perioden stagnierende, salzreiche Tiefenwasser an, das in der Gotlandsee aufgrund der mikrobiellen Abbauprozesse äußerst geringe bis nicht mehr nachweisbare Sauerstoffspannungen aufweist. Die in diesem Wasserbereich wieder ansteigenden Bakterienzahlen und -biomasse (maximal: $1,2 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} und 41 mg C m^{-3}) sind Ausdruck der Denitrifikationsprozesse in der oxisch - anoxischen Transitionszone (Rönnner & Sörensen, 1985; Gast & Gocke, 1988; Rheinheimer et al., 1989). Auch durch die Sedimentnähe kann möglicherweise eine teilweise Beeinflussung dieser Bestandsvariablen erfolgen (Rheinheimer et al., 1989).

Die mikrobielle Netto - Sekundärproduktion folgt weitestgehend dem generellen vertikalen und zeitlichen Verteilungsmuster der Abundanz und Biomasse der Bakterien, wenn auch insgesamt größere vertikale Gradienten für diese Ratenvariable erkennbar sind. Ebenso wie für die bakterielle Biomasse werden innerhalb der Deckschicht der Gotlandsee mit 1166 mg C m^{-2} bzw. einer Produktivität von 571 mg C $m^{-2} d^{-1}$ die höchsten Integrationswerte erreicht, während für den Deckschichtbereich der Bornholmsee 901 mg C m^{-2} bzw. eine Produktivität von 425 mg C $m^{-2} d^{-1}$ berechnet wurden. Neben der z. T. sehr geringen vertikalen und zeitlichen Variabilität der Produktionswerte in beiden Untersuchungsgebieten zeigen auch die Netto - Sekundärproduktionsraten über den Tag mit maximalen Abweichungen von 6,3 % minimale Unterschiede. Dieses deutet auf eine relative Unabhängigkeit dieser Variablen von der Tagesrhythmik der Primärproduktionsraten hin und soll im Kapitel 4.7.2. im Zusammenhang mit der energetischen Versorgung der Bakterien ausführlicher diskutiert werden.

Im Vergleich zu den im Vormonat von Giesenhausen (pers. Mitteilung) durchgeführten Netto - Sekundärproduktionsbestimmungen auf der Basis der Thymidin - Inkorporation ergeben sich für diese Studie v. a. für den Deckschichtbereich der Wassersäule z. T. um mehr als das Doppelte höhere Raten ($11 - 45$ nM inkorporiertes Thymidin $m^{-3} h^{-1}$), während die Meßergebnisse von Gocke (pers. Mitteilung) für die

gleichen Untersuchungsgebiete im Monat Mai mit $19 - 37 \text{ nM}$ inkorporiertem Thymidin $\text{m}^{-3} \text{h}^{-1}$ eine intermediäre Stellung einnehmen. Wie für die mikrobiologischen Bestandsvariablen so läßt sich auch für diese mikrobiologischen Ratenvariablen im anoxischen Bereich des salzreichen Tiefenwassers der Gotlandsee eine erneute Zunahme feststellen, die im Zusammenhang mit der Denitrifikationszone und der Nähe zum Sediment interpretiert werden muß. Ein nochmaliger Anstieg anderer mikrobieller Aktivitätsvariablen (Glukoseaufnahme, exoenzymatische Proteolyseaktivität) beobachteten Rheinheimer et al. (1989) in diesem Bereich der Gotlandsee. Inwieweit die mikrobielle Netto - Sekundärproduktionsbestimmung wegen der möglicherweise nicht spezifischen Inkorporation des [^3H - Methyl] - Thymidins in die DNA unter anoxischen Bedingungen (vergl. Kapitel 4.1.3.) realistische Produktionswerte liefert, kann an dieser Stelle nicht beurteilt werden.

Die für die Deckschicht bestimmten Netto - Sekundärproduktionsraten der Bornholm- und Gotlandsee stehen in sehr guter Übereinstimmung mit den Daten aus der Kieler Bucht während der pelagialen Sommerphase (Juni, August). Bezogen auf die Gesamtbakterienzahl und -biomasse ergibt sich für die Kieler Bucht gegenüber der zentralen Ostsee eine im Mittel höhere Produktivität pro Bakterienzelle (Kieler Bucht: $15,6 \text{ fg C Zelle d}^{-1}$; zentrale Ostsee: $8,1$ resp. $9,6 \text{ fg C Zelle d}^{-1}$), während die Verdopplungszeiten der bakteriellen Biomasse mit 1,7 Tagen für die Kieler Bucht und 2,2 resp. 2,1 Tagen für die zentrale Ostsee vergleichbar sind. Für die Kieler Förde lassen sich für den Juni mit einer zellspezifischen Produktionsrate von im Mittel $23,7 \text{ fg C Zelle d}^{-1}$ und einer Verdoppelungszeit der mikrobiellen Biomasse von 1,0 Tagen noch deutlichere Unterschiede feststellen. Die Daten vom August dieser Station werden aufgrund des vermutlich aus der Kieler Bucht eingeströmten Tiefenwassers und des sich abzeichnenden Übergangs zur pelagialen Herbstsituation (vergl. Kapitel 4.2.) für diese und die folgenden Betrachtungen nicht berücksichtigt.

Die Diskrepanz der zellspezifischen mikrobiellen Produktionsleistungen der Kieler Förde und Kieler Bucht im Vergleich zur zentralen Ostsee, die eine Funktion der bakteriellen Abundanz und Biomasse zur physiologischen Produktionsrate darstellen, wirft Fragen bezüglich der bakteriellen Substratversorgung sowie der Kontrolle der Bakterien durch bakteriovore Organismen auf. Die zumindest für die Kieler Bucht und zentrale Ostsee vergleichbaren Netto - Sekundärproduktionsraten innerhalb der Deckschicht implizieren eine für die Bakterien in der Quantität vergleichbare DOC - Verfügbarkeit. Der Kieler Bucht könnte aufgrund der Küstennähe ein deutlicher DOC - Anteil aus allochthonen Quellen zugeführt werden, während die mikrobielle Sekundärproduktion der zentralen Ostsee vermutlich auf einer überwiegend autochthonen, also vom System bereitgestellten DOC - Versorgung basiert. Für die Kieler Förde, die im Vergleich zur Kieler Bucht und zentralen Ostsee insgesamt eine um den Faktor 3 höhere Netto - Sekundärproduktion aufweist, kann, wie bereits im Kapitel 4.2. dargelegt, ein signifikanter allochthoner Substrateintrag zur zusätzlichen Versorgung der mikrobiellen Sekundärproduktionsraten vermutet werden.

Die hohen und von vielen Autoren bestätigten (s. o.) Bakterienabundanzen scheinen charakteristisch für das sommerliche Pelagial der zentralen Ostsee zu sein. Da mit Ausnahme der Kieler Förde in beiden

Untersuchungsregionen eine vergleichbare bakterielle Biomasse und Netto - Sekundärproduktion vorgefunden wurde, sind die mikrobiellen Abundanzunterschiede vermutlich auf eine unterschiedliche Kopplung der Bakterien mit bakteriovoren Organismen zurückzuführen. Studien über eine mögliche Selektivität des 'Protozoen - Grazing' sowie über die Schwellenkonzentration und eine übergeordnete 'top down' - Kontrolle der Beuteorganismen existieren meist nur in semiquantitativen Ansätzen, so daß für diesen Sachverhalt lediglich eine spekulative Interpretation der Daten möglich ist.

Goldman et al. (1985), Campbell & Carpenter (1986), Hagström et al. (1988) und Jochem (1990) dokumentierten für die heterotrophen Nanoflagellaten eine signifikante Konsumierung von Pikocyanobakterien und autotrophen Pikoflagellaten, wobei z. T. eine deutliche Bevorzugung der Pikocyanobakterien (59 % Konsumption) gegenüber den um den Faktor 1000 häufigeren Bakterien (11 % Konsumption) in einem Durchflußexperiment nachgewiesen wurde (Hagström et al., 1988). Hohe Grazing - Raten auf Pikocyanobakterien ermittelten auch Iturriaga & Mitchell (1986) und Iturriaga & Marra (1988), die täglich 30 - 40 % des 'standing stock' der Pikocyanobakterien erreichten. Die im Vergleich zur Kieler Bucht in der Deckschicht der zentralen Ostsee um im Mittel Faktor 4 höheren Pikocyanobakterienabundanzen deuten auf für diese Organismengruppe gute Umweltbedingungen hin und würden bei ihren vermutlich hohen Produktionsraten eine signifikante Kohlenstoffquelle für die heterotrophen Nanoflagellaten darstellen. Inwieweit die geringen Abundanzen der autotrophen Pikoflagellaten als Ausdruck eines effektiven Grazing - Druckes zu werten sind, kann im Rahmen dieser Studie nicht beurteilt werden. Wenn jedoch die hohen Netto - Primärproduktionsraten des autotrophen Pikoplanktons (meist > 50 % der Gesamt - Netto - Primärproduktion; Scharenberg, 1991) nicht ausschließlich den Pikocyanobakterien zugeordnet werden, so ist auch eine dem Produktionsanteil der autotrophen Pikoflagellaten entsprechende Kohlenstoffversorgung der heterotrophen Nanoflagellaten denkbar.

Eine Größenselektivität im Grazing der Protozoen mit Bevorzugung von größeren Bakterienzellen dokumentierten Anderson et al. (1986) für Flagellaten und Turley et al. (1986) für Ciliaten, während Galvao (1990) durch Experimente mit Diffusionskammern kein selektives Grazing nach der Zellgröße vorfand. Ein effektives Grazing der Flagellaten auf Bakterien ermittelten Davis & Sieburth (1984) experimentell für Zelldichten von 10^{11} - 10^{13} Zellen m^{-3} . Innerhalb des gleichen Bereiches wies Galvao (1990) für Proben aus der Kieler Innenförde im Verlauf von Inkubationsexperimenten in Diffusionskammern eine Stabilisierung der Bakteriendichte um $1 - 3 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} (Initialkonzentrationen um $10 \cdot 10^{12}$ Bakterienzellen m^{-3}) nach, was die Autorin als Effekt einer verstärkten Kontrolle der heterotrophen Flagellaten durch Ciliaten und / oder als Schwellenkonzentration der Bakterien interpretiert. Für die Untersuchungsgebiete in der zentralen Ostsee läßt sich mit $0,068 \pm 0,02 \mu m^3$, Relationen, die auch von Gocke & Hoppe (1982), Gast & Gocke (1988) und Rheinheimer et al. (1989) für dieses Meeresgebiet bestimmt wurden, ein deutlich geringeres mittleres Bakterienzellvolumen feststellen als für die Kieler Bucht und Kieler Förde ($0,102 \pm 0,03 \mu m^3$). Sollten die in der zentralen Ostsee vorgefundenen kleineren Zelldimensionen der Bakterien zu einem verminderten Grazing durch bakteriovore Organismen führen, so kann dieses als adaptiver Mechanismus auf einen hohen Grazing -

Druck gewertet werden.

Die hier angeführten, möglichen primären Prozesse (direkte Kontrolle über heterotrophe Nanoflagellaten), die im Vergleich zur Kieler Bucht die für die zentrale Ostsee erhöhte mikrobielle Abundanz und die hieraus zumindest rechnerisch resultierenden geringeren spezifischen Produktionsraten pro Bakterienzelle erklären könnten, stellen nur Teilaspekte der biotischen und auch abiotischen Regelmechanismen dar. In diesem Zusammenhang müssen sekundäre ('bottom up' - und 'top down' - Kontrolle über die Verfügbarkeit von Nährsalzen und Nährstoffen sowie die Steuerung durch unter- und übergeordnete bzw. vernetzte Trophielevel) und je nach autochthonem Status des Systems tertiäre ('feedback' - Kontrolle via Remineralisation) Regelmechanismen genannt werden. Auch für die Betrachtung der zellspezifischen Produktivität müssen Einschränkungen gemacht werden, da sie sich auf eine zu 100 % aktive mikrobielle Population bezieht und somit um den Betrag dormanter, nicht metabolisch aktiver Bakterienzellen (phänomenologische Zusammenfassung bei Stevenson, 1978) unterschätzt wird. Hoppe (1976, 1977 und 1978) ermittelte für die Kieler Bucht und Kieler Förde saisonal einen prozentualen Anteil aktiver Bakterienzellen von 9 - 60 %. Aus der bei Van Es & Meyer - Reil (1982) zusammengefaßten Literatur ergibt sich mit 4 - 85 % eine vergleichbare Variabilität, die einer Abschätzung ohne direkte Bestimmung des Anteils an nicht dormanten Zellen einen zu spekulativen Charakter verleiht.

Wie bereits für die Kieler Bucht und Kieler Förde gezeigt werden konnte, orientiert sich die vertikale und temporäre Verteilung der pDNA - Konzentration weitestgehend am Distributionsmuster der bereits vorgestellten mikrobiologischen und planktologischen Variablen. Der Anstieg des pDNA - Gehaltes im Oberflächenbereich der Bornholmsee zum Ende des Driftexperimentes kann mit den für die zentrale Ostsee erfaßten Organismengruppen nicht erklärt werden. Der hierfür mögliche lokale Einfluß weiterer, in dieser Studie nicht erfaßter Organismengruppen und die mögliche Präsenz von an Detritus assoziierter pDNA sowie die Beeinflussung der mikroskopischen Analysen durch Filtrationsartefakte, was für einige Organismengruppen denkbar ist, wurde bereits im Kapitel 4.2. angesprochen.

Mit einer Variationsbreite der pDNA - Konzentrationen von minimal 0,3 - 29,9 mg pDNA m⁻³ ergibt sich eine gute Übereinstimmung mit den von Paul & Myers (1982), Paul & Carlson (1984) und Paul et al. (1985) für vergleichbare Meeresregionen publizierten pDNA - Gehalten. Eine weitere Abschätzung der Validität der pDNA - Ergebnisse im Vorblick auf das Kapitel 4.6. zeigen die ermittelten durchschnittlichen pDNA - Zellgehalte der Bakterien, die ebenfalls in guter Kongruenz mit den in der Literatur dokumentierten bakterienspezifischen pDNA - Zellkonzentrationen stehen.

Eine hohe Korrelation des pDNA - Gehaltes zur Bakterienabundanz kann für diese Untersuchungsgebiete auch durch die Fraktionierungsexperimente sowie die vorgenommenen Regressionsanalysen bestätigt werden. Für alle Tiefenhorizonte (bis 70 m Wassertiefe) wurde der Hauptteil der pDNA - Konzentration mit 59,2 - 78,8 % innerhalb der Größenklasse 0,2 - < 1 µm bzw. mit 55,3 - 93,4 % innerhalb der Größenklasse 0,2 -

< 2 μm lokalisiert. Die deutliche Beziehung des pDNA - Gehaltes zu den von Bakterien dominierten Größenbereichen drückt sich auch in dem hohen Korrelationskoeffizient der pDNA zur Bakterienabundanz (Bornholmsee: $r = 0,85$; Gotlandsee: $r = 0,90$) aus und befindet sich somit in guter Übereinstimmung mit den von Paul & Carlson (1984) und Paul et al. (1985) publizierten Ergebnissen. Der pDNA - Gehalt des Größenspektrums ≥ 2 und < 5 μm erreicht lediglich im Oberflächenbereich der Wassersäule eine größere Bedeutung (um 25 %), während der Fraktion $\geq 5 \mu\text{m}$ generell innerhalb der Thermokline und in tieferen Pelagialbereichen mit 20,0 - 27,5 % eine größere Relevanz zukommt.

Zusätzlich zur Akkumulation der pDNA ist in der Fraktion 0,2 - < 1 μm eine Konzentrierung der biologischen Summenvariablen (Chlorophyll a , POC, PON und partikuläres PO_4) festzustellen (31,7 - 78,8 %). Analog zum pDNA - Gehalt nimmt für diese Variablen die Bedeutung größerer Partikeldimensionen (> 5 μm) erst ab dem Bereich der Thermokline zu, während im Bereich der Deckschicht auch 'mediäre' Größenfraktionen (≥ 1 - < 5 μm) bis zu 1/5 der Gesamtkonzentration erreichen können. Für die Verteilung des Chlorophyll a - Gehaltes auf unterschiedliche Größenklassen (Jochem, 1990) entfielen für die Kieler Bucht und Kieler Förde 22 - 81 % des Gesamt - Chlorophyll a - Gehaltes auf das autotrophe Pikoplankton. Simultan, im Rahmen der 'BEBOP 90' - Expedition für die Bornholm- und Gotlandsee durchgeführte Chlorophyll a - Fraktionierungen von Haupt (1991) und Scharenberg (1991) liegen mit einem prozentualen Anteil von 28 - 100 % innerhalb der Größenklasse 0,2 - 2 μm in einem mit dieser Studie vergleichbaren Variationsbereich. Eine gute Übereinstimmung der POC - Fraktionierungen mit Ergebnissen von Haupt (1991) mit 54 - 66 % für die Fraktion < 2 μm und von Blanchot et al. (1989) für eine Lagune im Tikehau Atoll mit 81 % für die Größenklasse < 3 μm läßt die ermittelten prozentualen POC - Anteile am Gesamt - POC - Gehalt dieser Studie als durchaus realistisch erscheinen. Inwieweit die Validität dieser Fraktionierungsergebnisse durch mögliche filtrationsbedingte Fragmentierungen ('top down filtration') von v. a. in nicht intakten Zellwänden eingebundenem POC (Detritus) in der Fraktion < 2 μm bzw. < 1 μm (diese Studie) überschätzt wird, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht endgültig beurteilt werden.

Die Konzentration des lebenden und toten organischen Materials im überwiegend geringen Größenklassenbereich (0,2 - < 1 μm) impliziert eine hohe Retention von partikulärem organischem Material. Diesem Aspekt kommt unter Berücksichtigung, daß im Oberflächenbereich dieser Untersuchungsgebiete biogenes, nicht motiles Detritusmaterial etwa 50 % des POC ausmacht, in zweifacher Hinsicht eine große Tragweite zu. Im Vordergrund stehen die durch die geringe Größe der Detrituspartikel im Größenbereich des Pikoplanktons verminderten Sedimentationsverluste, die Takahashi & Bienfang (1983) für Pikoplankton und Jassby (1975) für Bakterioplankton (Größenordnung: 1 mm d^{-1}) experimentell und mathematisch nachweisen konnten. Zusätzlich bietet der Detrituskohlenstoff, bedingt durch die geringen Dimensionen, eine im Verhältnis zum Volumen sehr große Oberfläche, die den extrazellulären Enzymen der Bakterien eine vergrößerte Reaktionsfläche zur Verfügung stellt. Dieser Sachverhalt könnte Voraussetzung für eine effektivere Remineralisierung des nicht refraktären Anteils des Detrituskohlenstoffes und der mit ihm assoziierten biogenen Elemente sein. Zukünftige qualitative und quantitative Analysen der diesen

Größenklassen zugeordneten Organismengruppen könnten eine exaktere Interpretation der vorgefundenen, vertikal abweichenden Größenstrukturierung des pDNA - Gehaltes sowie der weiteren planktologischen Variablen im Kontext zur ökologischen Organisation und Funktionalität ermöglichen.

Die Vertikalverteilung des auf 1 m^3 relativierten Gesamt - POC - Gehaltes innerhalb der drei Wasserkörper läßt mit $353 \pm 35 \text{ mg C m}^{-3}$ in der Deckschicht gegenüber $146 \pm 24 \text{ mg C m}^{-3}$ (Winterwasser) und $129 \pm 36 \text{ mg C m}^{-3}$ (salzreiches Tiefenwasser) eine deutliche Unterteilung der Wasserkörper in einen im Nettoeffekt als Syntheseregion zu bezeichnenden Deckschichtbereich, dem eine Zone, die sich überwiegend durch Assimilations- und Sedimentationsprozesse charakterisieren läßt, gegenübersteht, zu. Vergleichbar mit dem Untersuchungsgebiet in der Kieler Bucht und Kieler Förde (Ausnahme: Kieler Bucht im August) befindet sich sowohl absolut als auch relativ der größte POC - Anteil innerhalb der künstlichen Fraktion 'Detritus / Zooplankton' ($> 100 \text{ mg C m}^{-3}$ bzw. $> 50 \%$). Aufgrund der von Petersen (1991) innerhalb des gleichen Projektes durchgeführten Bestimmung der Zooplanktonbiomasse $> 100 \mu\text{m}$ ergibt sich, integriert und relativiert auf 1 m^3 , mit 8,1 (Deckschicht), 2,9 (Winterwasser) und $1,9 \text{ mg C m}^{-3}$ (salzreiches Tiefenwasser) lediglich ein prozentualer Anteil der Zooplanktonbiomasse $> 100 \mu\text{m}$ von 1,7 - 4,4 % an der Fraktion 'Detritus / Zooplankton'. Aus den von Gast (1983) im August 1982 in der Deckschicht der Gotlandsee durchgeführten Untersuchungen läßt sich eine Ciliatenbiomasse von 2 mg C m^{-3} errechnen (Sich, 1990). Auf dem Venne (pers. Mitteilung) ermittelte für den Vormonat dieser Untersuchung in der Bornholm- und Gotlandsee innerhalb des Deckschichtbereiches eine Ciliatenbiomasse von 2,5 - 27,0 mg C m^{-3} . Aufgrund der im Verhältnis zum Kohlenstoffgehalt dieser Fraktion geringen Zooplanktonbiomasse, die auch für andere Untersuchungsgebiete vorgefunden wurde (vergl. Kapitel 4.1.5.), läßt sich für die zentrale Ostsee eine Dominanz des Detrituskohlenstoffes (Deckschicht: 52, Winterwasser: 84, salzreiches Tiefenwasser: 88 %) in der Fraktion 'Detritus / Zooplankton' ableiten. Von entscheidendem Einfluß für die Abschätzung der Detrituskonzentration und des prozentualen Anteils am Gesamt - POC - Gehalt ist jedoch die Validität des für die Bestimmung der Phytoplanktonbiomasse verwendeten Kohlenstoff zu Chlorophyll *a* - Verhältnisses von 35, das im Rahmen dieser Studie nicht verifiziert werden kann.

Für alle erfaßten Pelagialstrukturen läßt sich eine deutliche Abnahme der absoluten und relativen Werte mit der Tiefe feststellen. Dieses trifft im besonderen Maße für das an die Lichtenergie gebundene Phytoplankton zu, das im Oberflächenbereich der Wassersäule $82,0 \text{ mg C}$ bzw. 23,2 % am Gesamt - POC - Gehalt erreicht, während im Tiefenwasserbereich nur noch ca. 7,0 % der Oberflächenbiomasse bzw. 4,5 % des gesamten POC - Pool's ermittelt wurden. Aufgrund der Abschätzung der Phytoplanktonbiomasse über einen Kohlenstoff zu Chlorophyll *a* - Konversionsfaktor beinhalten diese Angaben auch die Biomasse des autotrophen Pikoplanktons, die aus Gründen der Vergleichbarkeit zu anderen Untersuchungsgebieten zusätzlich in die Abbildung 3.27 aufgenommen wurde.

Die heterotrophe Biomasse wird - vergleichbar mit der Kieler Bucht (außer im Mai) und Kieler Förde - von Bakterien dominiert, wobei für den Deckschichtbereich $50,3 \text{ mg C m}^{-3}$ bzw. 14,3 % am Gesamt - POC -

Gehalt erzielt werden. Gegenüber der Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten, die im Deckschichtbereich die Hälfte des Bakterienkohlenstoffes erreicht, läßt sich für die bakterielle Biomasse mit der Tiefe nur ein moderates Absinken der Werte um Faktor 9 (heterotrophe Nanoflagellaten: 31) feststellen. Aus dieser gegenüber allen anderen Organismengruppen geringeren Abnahme der Biomasse resultiert eine mit der Tiefe zunehmende Bedeutung der mikrobiellen Biomasse, die bereits im Winterwasserbereich den größten Anteil an reproduktiver Biomasse stellt.

Eine große Parallelität der vorgefundenen pelagischen Struktur der Deckschicht der zentralen Ostsee läßt sich v. a. mit den für die Kieler Bucht für den Juni ermittelten Pelagialstrukturen feststellen. Dabei erreichen Nano- und Mikrophytoplankton durchaus vergleichbare absolute und relative Werte, während der Biomasse der Bakterien und Pikocyanobakterien eine größere Bedeutung in der zentralen Ostsee zukommt. Als etwas ungewöhnlich dürfte der für die Kieler Bucht größere Anteil der autotrophen Pikoflagellaten zu werten sein. Dennoch steht die Biomasse und Abundanz dieser Organismen den gleichen Bestandsvariablen der Kieler Bucht näher als den der stärker eutrophierten Kieler Förde, so daß diesem Unterschied im Vergleich zum Deckschichtbereich der zentralen Ostsee wahrscheinlich keine große Signifikanz zukommt. Der etwas höhere Anteil der 'Detritus / Zooplankton' - Fraktion in der Kieler Bucht wird sicherlich auf die küstennahe Lokalisation der Station zurückzuführen sein. Somit läßt sich für vergleichbare hydrographisch - chemische Bedingungen zumindest in der biologischen Struktur des Pelagials eine hohe Übereinstimmung feststellen.

Die fast ausschließlich auf den Bereich der Deckschicht beschränkte Primärproduktion (s. o.) erreicht, integriert und relativiert auf 1 m^3 , $56,8 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (Datenbasis: Scharenberg, 1991), was einem prozentualen Anteil von 16,1 % an der in diesem Wasserbereich vorhandenen Gesamt - POC - Konzentration entspricht. Der Primärproduktionsrate steht mit $24,9 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ eine sehr hohe mikrobielle Netto - Sekundärproduktionsrate gegenüber. Bei einer mikrobiellen Produktionseffizienz von 60 % (Calow, 1977; Cole et al., 1982 und 1984) ergibt sich somit für die Balance der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion ein erforderlicher Kohlenstoffbedarf von $41,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$. Dieses entspricht 70,6 % der partikulären Netto - Primärproduktion. Werden zusätzlich die Primärproduktionsraten aus dem Winterwasserbereich ($0,2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) summiert und in Relation zu den Netto - Sekundärproduktionsraten von 4,0 (Winterwasser) bzw. $2,1 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (salzreiches Tiefenwasser) gesetzt, so ergibt sich insgesamt für die Wassersäule ein, bezogen auf die partikuläre Netto - Primärproduktion, abzuleitender Kohlenstoffbedarf von 87,3 %. Daß der bakterielle Kohlenstoffbedarf durchaus der autotrophen Produktion entsprechen oder sogar bei weitem übersteigen kann, wurde bereits hinlänglich in der Literatur (u. a. Sorokin, 1971 und 1973; Burney et al., 1981 und 1982; Søndergaard et al., 1985; Scavia et al., 1986; Scavia & Laird, 1987; Karrasch & Hoppe, 1990) für den marinen und limnischen Bereich dokumentiert.

Dieser hohe Kohlenstofffluß durch die Bakterien wirft zum einen Fragen bezüglich der Validität der Bestimmung der Primär- als auch der Sekundärproduktionsraten, zum anderen Fragen bezüglich der generellen Prozesse für die trophische Versorgung der Bakterien und ihre Bedeutung im pelagialen

Nahrungsnetz auf, die zusammengefaßt für alle Untersuchungsgebiete ausführlich im Kapitel 4.7.2. diskutiert wird. Selbst wenn einige Modifikationen bezüglich der in diesem Kapitel vorgestellten primären und sekundären Produktionsraten angestellt werden müssen, bleibt im Nettoeffekt die hohe trophodynamische Bedeutung der Bakterien für die Funktionalität pelagialer Systeme im Kontext der über sie medierten Stoff- und Energieflüsse unbeeinflußt, was auch Haupt et al. (in Vorbereitung) für die innerhalb des Projektes 'BEBOP 90' durchgeführten Untersuchungen in der zentralen Ostsee bestätigen.

4.4. Zingster Strom und Wassereinschlüsse

Die im Zingster Strom und in den Wassereinschlüssen vorgefundenen abiotischen und biotischen Verhältnisse weisen einen hypertrophen Charakter auf (Schiewer et al., in Vorbereitung). Sowohl für die Experimentalansätze (Kompartiment A und B) als auch für den Zingster Strom zeigen die ermittelten Nährsalzkonzentrationen keine signifikanten Unterschiede. Allen gemeinsam ist eine relativ niedrige Orthophosphatkonzentration von $0,6 - 1,2 \mu\text{M dm}^{-3}$, während die Stickstoff - Nährsalze eine größere Konzentration und Dynamik aufweisen. In diesem Ästuarbereich entspricht somit die Nährsalzzusammensetzung limnischen Verhältnissen, die durch Phosphat als primär limitierender Faktor charakterisiert sind (vergl. Capblancq, 1990). Besonders auffällig ist die nahezu vollständige Konsumption der im Kompartiment B 6 Tage vor Untersuchungsbeginn zugeführten Nährsalze ($100 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$; $12 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$) bis zum Beginn der Messungen, die sich jedoch nicht stöchiometrisch im PON - Gehalt dieses Kompartiments gegenüber dem unangereicherten Kompartiment A widerspiegelt (s. u.), so daß für den Fehlbetrag (ca. 50 %) hauptsächlich ein Eingang in den DOM - Pool, in die anorganische und / oder elementare Phase vermutet werden muß (s. u.). Die Konzentration der gelösten anorganischen Stickstoffnährsalze (DIN = dissolved inorganic nitrogen) zum Beginn des Experimentes weist mit $2,1$ (Kompartiment A) bzw. $2,5 \mu\text{M N dm}^{-3}$ (Kompartiment B) sehr geringe Werte auf, wohingegen nach 24 Stunden zum Ende der Untersuchungen für beide Kompartimente ein für diesen kurzen Zeitraum nicht erklärbarer hoher DIN - Pool von $9,4$ (Kompartiment A) und $12,6 \mu\text{M N dm}^{-3}$ (Kompartiment B) bestimmt wurde.

Eine tagesrhythmische Periodik der Variablen läßt sich nur für die lichtabhängigen Primärproduktionsraten erkennen; alle weiteren bestimmten Variablen weisen mehr oder weniger ausgeprägte Oszillationen auf, aus denen sich keine von der Aktivität des Phytoplanktons abzuleitenden Beziehungen erkennen lassen. Tageszyklisch bedingte Veränderungen von mikrobiologischen Variablen wiesen Meyer - Reil et al. (1979) für eine Station in der südöstlichen Ostsee nach, wobei die Maximalwerte der Bakterienabundanz sowie der Glucose- und Fruktoseaufnahmeraten für die Abendstunden festgestellt wurden. Durch die von Meyer - Reil et al. (1979), Gocke (1985) und Gocke et al. (1987) in der Kieler Bucht durchgeführten Untersuchungen konnten zwar Variationen der mikrobiologischen Variablen nachgewiesen werden, die jedoch in keiner Beziehung zur Tageszeit standen und wahrscheinlich eher auf wechselnde hydrographische Verhältnisse zurückzuführen waren.

Auch die von Riemann & S ndergaard (1984) publizierten Ergebnisse aus Untersuchungen in verschiedenen d nischen Seen wiesen nur geringe tageszeitliche Schwankungen der Bakterienzahl und -produktion auf. Lediglich in einigen Tagesg ngen konnte ein Anstieg der bakteriellen Produktionsraten f r die Morgenstunden beobachtet werden. Ebenfalls h here Morgenwerte f r den mikroautoradiographisch ($[^3\text{H}$ - Methyl] - Thymidin) nachgewiesenen Anteil aktiver Bakterien dokumentierten Riemann et al. (1984) f r eine Station im Limfjord, wohingegen die Bakterienabundanz und bakteriellen Produktionsraten  ber 4 Tagesg nge nur geringf gige Unterschiede zeigten. Auch die im Rahmen dieser Studie f r die zentrale Ostsee (vergl. Kapitel 4.3.) und den Nordostatlantik (Daten nicht gezeigt) durchgef hrten Messungen der mikrobiellen Netto - Sekund rproduktion zu unterschiedlichen Tages- und Nachtzeiten ergeben nur sehr geringe Unterschiede ($< 10\%$) und f gen sich somit gut in die Beobachtungen der Mehrzahl anderer Autoren ein.

Aus den vorgestellten Untersuchungen lassen sich hinsichtlich einer m glichen tageszeitlichen Abh ngigkeit der mikrobiellen Bestands- und Ratenvariablen bis auf wenige Ausnahmen, die in der oben angegebenen Literatur dokumentiert sind sowie aus den Ergebnissen dieser Studie ermittelt wurden, lediglich geringe oder keine Beeinflussungen feststellen. Die hieraus resultierende Entkopplung der mikrobiellen Produktionsaktivit t von den autotrophen Produktionsphasen deutet an, da  nur ein geringer Teil der Kohlenstoffversorgung direkt vom Phytoplankton abzuleiten ist. Da auch f r Exsudationsprozesse eine gro e Abh ngigkeit von der Lichtintensit t zu bestehen scheint (Helleburst, 1965; Thomas, 1971; Zlotnik & Dubinsky, 1989; Wood & Van Valen, 1990), m ssen zumindest f r die Dunkelphase weitere DOC - Quellen f r die Versorgung der Bakterien angenommen werden. Diese Ergebnisse relativieren den seit l ngerer Zeit allgemein angenommenen 'pathway' der bakteriellen Versorgung  ber einen hohen, von Exsudaten abzuleitenden Kohlenstoffanteil (Wolter, 1982; Azam et al., 1983), so da  anderen DOC - produzierenden Prozessen unter Umst nden eine gr  ere Bedeutung f r die mikrobielle Substratversorgung im Pelagial zuzuschreiben ist. Dieser Sachverhalt wird im Kapitel 4.7.2. ausf hrlich diskutiert.

Innerhalb des 24-st ndigen Untersuchungszeitraumes zeigen die Summenvariablen (POC, Chlorophyll a und pDNA) in den Kompartimenten A und B sowie im Zingster Strom mit einer prozentualen Standardabweichung von 4,6 - 13,2 % die geringste Variationsbreite. Die prozentualen Standardabweichungen f r die Bakterienbiomasse und mikrobiellen Produktionsraten erreichen bereits eine Variationsbreite von 8,3 - 36,3 %, wohingegen die h chste Variabilit t f r die Biomasse der Pikocyanobakterien und heterotrophen Nanoflagellaten (36,5 - 82,0 %) zu verzeichnen ist. Eine Konzentrierung der jeweils h chsten Standardabweichungen auf einen der drei untersuchten Wasserk rper kann nicht festgestellt werden. Die im Vergleich zum Piko- und Nanoplankton geringen Abweichungen der Me werte f r die Summenvariablen lassen eine im Nettoeffekt geringere Dynamik vermuten. Dem entgegen kann die h here Variabilit t der piko- und nanoplanktischen Komponenten neben m glicherweise methodisch bedingten Variationen vermutlich auch als Ausdruck dynamischer, nicht vollst ndig synchronisierter Produktions- und Eliminationsraten innerhalb der einzelnen trophischen Ebenen gewertet werden.

Die vorgefundenen Ergebnisse dieser Studie für die Biomasse der Bakterien, Pikocyanbakterien und des Phytoplanktons, für den POC - und Detritusgehalt und für die autotrophen und mikrobiellen Produktionsraten stehen in guter bis sehr guter Übereinstimmung mit Ergebnissen von Schiewer et al. (in Vorbereitung), die die vom 13. - 14. 06. 1990 durchgeführten Untersuchungen am 18. und 19. 06. 1990 für die Kompartimente A und B wiederholten, so daß davon ausgegangen werden kann, daß sich die ermittelten Systemstrukturen über den Zeitraum von einer Woche stabil verhielten. Nur für die Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten wurde von der Rostocker Arbeitsgruppe eine im Vergleich zu dieser Studie um etwa 95 % geringere Konzentration für den 18. - 19. 06. 1990 festgestellt, was sich vermutlich auf die nicht mit Proflavin gefärbten Proben der Rostocker Arbeitsgruppe zurückführen läßt. Ein im Ansatz ähnliches Experiment wurde vom 03. 06. bis 21. 07. 1986 in einem mit NH_4Cl und NaH_2PO_4 angereicherten Wassereinschluß im Zingster Strom von Schiewer et al. (1990) durchgeführt, dessen Ergebnisse für die einzelnen Variablen um den Faktor 2 höher liegen.

Abweichungen ergeben sich hinsichtlich der vom Autor und der Rostocker Arbeitsgruppe simultan für das Experiment vom 13. - 14. 06. 1990 bestimmten Chlorophyll *a* - Konzentration und der bakteriellen Abundanz und Biomasse. Für den Chlorophyll *a* - Gehalt wurden in dieser Studie zwischen 34 - 72 % höhere Werte ermittelt, was sich eventuell durch die unterschiedliche Extraktions- und Meßmethodik (Rostocker Arbeitsgruppe: Aceton und Photometrie; diese Studie: Ethanol und Fluorimetrie) erklären läßt. Die von der Rostocker Arbeitsgruppe ermittelten Bakterienzahlen erreichen im Kompartiment A im Mittel $38,6 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} , während im mit Nährsalzen angereicherten Kompartiment B lediglich $31,4 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} bestimmt wurden. Im Gegensatz dazu wurden in dieser Studie im Mittel $24,7$ (Kompartiment A) bzw. $26,4 \cdot 10^{12}$ Bakterienzellen m^{-3} (Kompartiment B) festgestellt. Inwieweit diese Diskrepanz der Bakterienzellzahlen auf die verwendeten Fluorochrome (Rostocker Arbeitsgruppe: DAPI; diese Studie: Acridin Orange) zurückzuführen ist, kann aufgrund fehlender Interkalibrierungsexperimente nicht abschließend beurteilt werden. Darüber hinaus wurden die Bakterienzellzahlbestimmungen für dieses Untersuchungsgebiet aufgrund der hohen Partikelabundanz erschwert, so daß für diese Proben von einem insgesamt größeren Fehlerbereich ausgegangen werden muß.

Im Vergleich mit Untersuchungen in anderen, ebenfalls hypertrophen Brackwassersystemen ergeben sich für die im Zingster Strom und in den Wassereinschlüssen ermittelten Bakterienabundanzen mit Daten von Pedrós - Alió & Newell (1989) für eine Küstenregion in Georgia, USA, und Gast (1985) sowie Gocke & Rheinheimer (1991) für den Schleifjord, FRG, vergleichbare Werte, während Hoppe et al. (1983) für eine Küstenlagune in Kolumbien bis um den Faktor 3 höhere Bakterienzahlen feststellten. Die von Gocke bestimmten bakteriellen Produktionsraten lassen sich mit den Ergebnissen von Pedrós - Alió & Newell (1989) und Gocke & Rheinheimer (1991) ebenfalls in Übereinstimmung bringen. Nach dem von Cole et al. (1988) aus 70 Studien ermittelten Variationsbereich der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktionsraten für limnische und marine Ökosysteme läßt sich - bezogen auf den Maximalwert - eine in dieser Studie bis um den Faktor 4 höhere Produktivität des Bakterioplanktons errechnen, was den fortgeschrittenen Eutrophierungsgrad der untersuchten Wasserkörper unterstreicht.

Die Ergebnisse der pDNA - Messungen folgen weitestgehend der im Kapitel 3.4. vorgestellten Verteilung der planktologischen und mikrobiologischen Variablen in den Wassereinschlüssen und im Zingster Strom. Auffällig gegenüber allen anderen Untersuchungsgebieten ist jedoch die geringe Kopplung des pDNA - Gehaltes mit anderen Bestandsvariablen und der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion, was sich in einem Korrelationskoeffizienten von $r = 0,15$ bis $0,70$ ausdrückt (vergl. Kapitel 3.6.). Dieser Sachverhalt steht im Gegensatz zu bisherigen, in der Literatur (Paul & Myers, 1982; Paul & Carlson, 1984; McCoy & Olson, 1985; Paul et al., 1985; Holzapfel - Pschorn et al., 1986) veröffentlichten Ergebnisse über die Beziehung des pDNA - Gehaltes zu anderen planktologischen und mikrobiologischen Meßgrößen, die jedoch nur auf Messungen in oligo- bis eutrophischen Systemen basieren.

Aufgrund der geringen Länge des Meßbereiches für die Korrelationsanalyse unterliegt der genannte Bereich der Koeffizienten großen Einschränkungen. Dennoch ist eine funktionale Beziehung des pDNA - Gehaltes insbesondere zur Bakterienabundanz, die in allen bisher untersuchten aquatischen Systemen den Hauptteil der pDNA - Konzentration stellt, nicht gegeben. Vielmehr implizieren die aus den Datenpunkten resultierenden, z. T. negativen Steigungen sowie die z. B. für den Zingster Strom über einen weiten Abundanzbereich der Bakterien annähernd gleichen pDNA - Konzentrationen (Abb. 3.37) eine zueinander fast vollständige Unabhängigkeit beider Variablen. Daß aufgrund der bereits für dieses Untersuchungsgebiet erwähnten hohen Variabilität der pDNA - Parallellproben (bis zu $\pm 23\%$) in Kombination mit einem für die mikroskopische Bestimmung der Bakterienzahlen in hypertrophen Wasserkörpern höher zu veranschlagender Fehlerbereich im Nettoeffekt die Diskrepanz zwischen beiden Variablen erklären könnte, scheint unwahrscheinlich. Eine Interpretation der Daten über den Einfluß von anderen Organismengruppen und / oder von an Detrituspartikeln gebundener pDNA scheint ebenfalls nicht realistisch, da die ermittelten spezifischen pDNA - Gehalte der Bakterienzellen durchaus im Bereich der in der Literatur publizierten Werte liegen (vergl. 4.7.1.). Zudem wären für diese Organismen und / oder Detrituspartikel große Schwankungen in ihrer absoluten Konzentration zu fordern, die sich ebenfalls aus den erhobenen Daten nicht ableiten lassen. Somit kann für dieses Untersuchungsgebiet keine abschließende Beurteilung der pDNA - Meßergebnisse sowie der festgestellten geringen Beziehungen zu weiteren biologischen Variablen erfolgen.

Hinsichtlich der in dieser Studie bestimmten und abgeschätzten pelagialen Strukturen für die Wassereinschlüsse und den Zingster Strom läßt sich aus den Untersuchungen (13. / 14. und 18. / 19. 06. 1990) von Schiewer et al. (in Vorbereitung), aus unveröffentlichten Daten der Rostocker Arbeitsgruppe über den von ihr bestimmten Phytoplanktonkohlenstoff (Utermöhlzählungen) sowie über die Biomasse des Mikro- und Mesozooplanktons (Schiewer, pers. Mitteilung) eine sehr gute Übereinstimmung feststellen. Die in dieser Studie über ein Kohlenstoff zu Chlorophyll *a* - Verhältnis von 35 abgeschätzte Phytoplanktonbiomasse steht mit den Utermöhlzählungen von Schiewer et al. (in Vorbereitung) für den 18. / 19. 06. 1990 in sehr guter Übereinstimmung (Differenz: 8 %). Aus der oben festgestellten, relativen Stabilität der Systemstrukturen über den Zeitraum von einer Woche kann somit von einer guten Abschätzung der möglichen realen Verhältnisse für die Biomasse des Phytoplanktons für den ersten Untersuchungsabschnitt ausgegangen werden. Nach

Ergebnissen von Schiewer (pers. Mitteilung) erreicht die Biomasse des Mikro- und Mesozooplanktons exklusive der Flagellatenbiomasse 75 (Kompartiment A) und 200 mg C m^{-3} (Kompartiment B), so daß für die 'Detritus / Zooplankton' - Fraktionen von einem 99 %igen Detritusanteil auszugehen ist. Diesbezügliche Relationen in vergleichbaren Größenbereichen publizierten auch andere Autoren (vergl. Kapitel 4.1.5.).

Mit einer Ausnahme für Abundanz und Biomasse der Bakterien, die im arithmetischen Mittel im Zingster Strom die höchsten Konzentrationen aufweisen, erreichen alle anderen Bestands- und Ratenvariablen ihre Maximalwerte im Kompartiment B. Bis auf den pDNA - Gehalt und die heterotrophe Nanoflagellatenbiomasse sind für alle Bestandsvariablen - eine Messung der Ratenvariablen wurde für den Zingster Strom nicht durchgeführt - im Zingster Strom mediäre Konzentrationen anzutreffen. Somit läßt sich für das Kompartiment B aufgrund der Nährsalzanreicherung ein deutlicher Effekt feststellen.

Dieser 'bottom up' - Effekt manifestiert sich jedoch nicht in erster Linie in einem Anstieg der 'standing stocks'. Lediglich für das Phytoplankton (inklusive Pikocyanobakterien) kann ein deutlicher Anstieg der Biomasse (Kompartiment A: $2,8 \text{ g C m}^{-3}$; Kompartiment B: $6,6 \text{ g C m}^{-3}$) verzeichnet werden, während alle anderen erfaßten Fraktionen in den Wassereinschlüssen absolut betrachtet nur eine Anhebung ihrer Biomasse um ca. 2 - 25 % zeigen und bezogen auf den Gesamt - POC - Gehalt gleiche oder geringere Anteile aufweisen. Unter Berücksichtigung des Gesamt - PON - Gehaltes im Kompartiment B ergibt sich eine Festlegung der zugeführten Nährsalze von etwa 50 % v. a. im Phytoplanktonkohlenstoff. Verbunden mit den Nährsalzzugaben erfolgt gegenüber der zusätzlichen POC - Synthese (ca. 22 %) eine erhöhte Inkorporation des zugeführten Stickstoffes in die partikuläre Phase (49 %), woraus im Nettoeffekt im Vergleich zum Wassereinschluß A (13,2) und zum Zingster Strom (13,3) ein geringeres C / N - Verhältnis (11,3) resultiert. Inwieweit diese Reaktion des Systems primär auf die Stickstoff- und Phosphatanreicherung zurückzuführen ist oder auch sekundäre Prozesse in einem hohen Maße an der deutlichen Verschiebung des C / N - Verhältnisses beteiligt sind, kann an dieser Stelle nicht abschließend geklärt werden.

Da der Detritusgehalt in den Wassereinschlüssen mit 15,4 (Kompartiment A) bzw. $15,7 \text{ g C m}^{-3}$ (Kompartiment B) nahezu unverändert hoch liegt und ein Biomasseverlust durch Sedimentationsprozesse aufgrund der vor der Probennahme durchgeführten Durchmischung der Wasserkörper auszuschließen ist, muß ein Verbleib der restlichen zugeführten Nährsalze in der gelösten organischen und / oder anorganischen Phase angenommen werden. Für einen erhöhten Eingang des zugeführten Stickstoffes in den DIN - Pool spricht die über 24 Stunden vorgefundene, äußerst hohe Stickstoffremineralisierungsrate, die überwiegend auf einer Erhöhung der Nitritkonzentration basiert, während sich für Phosphat kein deutlicher Anstieg in der anorganischen Phase abzeichnet. Da die im Verhältnis zur Nitratkonzentration größere Zunahme der Nitritkonzentration auf Denitrifikationsprozesse hindeutet (Goering & Cline, 1970; Hattori, 1983), ist auch ein Verlust von Stickstoff aus dem System denkbar. Insgesamt müssen jedoch aufgrund der über 24 Stunden äußerst hohen Stickstoffremineralisierungsrate, die im übrigen auch für den Kontrollwassereinschluß beobachtet wurde, die Analysenwerte kritisch betrachtet werden.

Viel wahrscheinlicher ist ein überwiegender Verbleib der nicht in partikulärer Substanz fixierten Nährsalze im DOM - Pool, worauf auch die gegenüber dem Kompartiment A deutlich erhöhten mikrobiellen Produktionsraten (+ 110 %) im Kompartiment B hindeuten. Während für die Primärproduktionsraten die Verfügbarkeit und Zusammensetzung der Nährsalze von entscheidender Bedeutung ist, basieren die mikrobiellen Produktionsraten in erster Linie auf der Konzentration der im Wasser gelösten, niedermolekularen Kohlenstoffverbindungen. Demzufolge läßt sich durch die Nährsalzanreicherung primär für autotrophe Prozesse eine Steigerung der Produktionsraten erreichen (hier: + 265 %), die sich auch in einer erhöhten Biomasse des Phytoplanktons widerspiegelt (s. o.), wohingegen daraus insgesamt ein im Verhältnis geringerer Zuwachs des Substrat - Pools für Bakterien über Exsudations- und weitere DOM - erzeugende Prozesse resultiert.

Aus der erhöhten mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion (ca. Faktor 2) im Kompartiment B ergibt sich lediglich eine unwesentliche Steigerung der bakteriellen Biomasse, so daß für den Großteil der bakteriellen Produktion eine Inkorporation in das Nahrungsnetz mit sich anschließender Remineralisation angenommen werden muß. Ein entsprechendes Indiz liefert die um ca. 25 % erhöhte Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten, jedoch könnten die Reaktionen des Systems auch über gesteigerte 'turnover' - Raten bei gleichzeitig sich konservativ verhaltenden Biomasseverhältnissen erfolgen. Die mikrobielle Brutto - Sekundärproduktion (Produktionseffizienz 60 %: Calow, 1977; Cole et al., 1982 und 1984) erreicht 19,6 % (Kompartiment A) und 11,3 % (Kompartiment B) der Primärproduktionsraten, woraus sich bezüglich der von der Bakterienproduktion abzuleitenden Remineralisierungsrate für das nicht angereicherte Kompartiment A eine größere Bedeutung für die autotrophen Prozesse ergibt. Insgesamt betrachtet läßt sich aufgrund der im Verhältnis zur Primärproduktion eher niedrigen mikrobiellen Produktionsraten in den untersuchten Systemen auch eine im Vergleich zu oligotrophen Wasserkörpern (siehe Kapitel 4.3.) geringere Bedeutung der aus der Bakterienproduktion resultierenden möglichen Remineralisationsraten für die anorganischen Nährsalze vermuten. Bedingt durch den zum Kohlenstoff relativ hohen Phosphatgehalt von Bakterienzellen (Cuhel & Waterbury, 1984) gegenüber dem Phytoplankton (Strickland, 1960) ergibt sich für die Remineralisation der Bakterienbiomasse eine in Relation zum Kohlenstoffgehalt höhere Freisetzung von Phosphat, das für diese Wasserkörper eher als Stickstoff einen limitierenden Faktor darstellen könnte.

4.5. Nordostatlantik

Die während des 2. Fahrtabschnittes im Untersuchungsgebiet A (47°N, 20°W; DEX III) unterschiedlichen hydrographischen Bedingungen deuten auf einen nicht erreichten *Lagrang'schen Ansatz* hin. Lediglich im Untersuchungsgebiet B (57°N, 20°W; DEX IV) wurde über das gesamte Driftexperiment insofern eine stabilere hydrographische Situation angetroffen, als die Driftertrajektorie eine kaum beeinflusste antizyklonale Bahn beschreibt und die vor und nach dem Driftexperiment durchgeführten hydrographischen Vermessungen kaum eine Verlagerung des nördlich vom Driftgebiet gelegenen Frontbereiches anzeigen (Zeitschel et al., 1990). Frühere Untersuchungen in diesem Teil des Nordostatlantiks weisen mesoskalige Eddystrukturen als

charakteristisch für diese Region aus (zusammengefaßt bei Krauss et al., 1990), wobei der nordatlantischen Polarfront (subarktische Front) hinsichtlich der Generierung dieser hydrographischen Strukturen die Hauptrolle zukommt (Viehoff & Fischer, 1988). Durch die damit verbundenen Auf- und Abtriebstransporte von Wassermassen werden innerhalb und zwischen den Zyklonen unterschiedliche Bedingungen im Pelagial geschaffen (The Ring Group, 1981; Beckmann et al., 1987; Lochte & Pfannkuche, 1987; Thiele, 1987). Aus diesem Grund sind saisonale Prozesse in diesen Meeresgebieten einer hohen zeitlichen und räumlichen Variabilität unterworfen (Lochte et al., im Druck).

Hinsichtlich der Nährsalzsituation unterscheiden sich beide Driftgebiete deutlich voneinander. Während im Driftgebiet B im Oberflächenbereich hohe Nährsalzkonzentrationen ($1,2 - 2,4 \mu\text{M Si (OH)}_4 \text{ dm}^{-3}$; $0,6 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$; $7,0 - 9,0 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$) vorgefunden wurden, konnten für das Driftgebiet A nur sehr geringe Konzentrationen (unterhalb der Nachweisgrenze - $0,8 \mu\text{M Si (OH)}_4 \text{ dm}^{-3}$; $0,2 \mu\text{M PO}_4 \text{ dm}^{-3}$; $2,0 - 4,0 \mu\text{M NO}_3 \text{ dm}^{-3}$) bestimmt werden, die im weiteren Verlauf der Drift bis auf den Silikatgehalt weiter abnehmen. Entsprechend des Nährsalzregimes kann die pelagiale Situation des Untersuchungsgebietes A als Abschlußstadium der Frühjahrsblüte bezeichnet werden, wohingegen die Nährsalzkonzentrationen des Untersuchungsgebietes B eher die Frühjahrsblüte charakterisieren. Die von Deckers (1991) durchgeführten Utermöhlzählungen unterstützen über die Dominanz der Diatomeenbiomasse gegenüber anderen Phytoplanktonklassen die aus der Nährsalzverteilung abgeleiteten pelagischen Sukzessionsstadien.

Die generelle Vertikalverteilung aller biologischen Meßgrößen in den Tiefenprofilen (0 - 4500 m) zeigt eine enge Beziehung zu den autotrophen Prozessen, die aufgrund der Lichtabhängigkeit nur in der oberen Wasserschicht (euphotische Zone) möglich sind. Deshalb befinden sich die Maxima aller mikrobiologischen Meßgrößen innerhalb der euphotischen Zone im Bereich der homogenen Deckschicht. In diesem Wasserkörper existiert aufgrund der hohen biologischen Aktivität ein großes Angebot an für Bakterien schnell zu verwertender, organischer Substanz. Ein Großteil des Substrat - Pools für die Bakterien läßt sich in Offshore - Bereichen der Ozeane direkt oder indirekt von der Phytoplanktonproduktion ableiten (Duursma, 1963; Degens, 1970; Thomas, 1971). Als verantwortliche Mechanismen müssen in diesem Zusammenhang Exsudationen des Phytoplanktons (u. a. Fogg, 1977), Exkretionen und Grazing des Mikrozooplanktons (u. a. Burney et al., 1979) sowie Lysis von biogenen Partikeln und Zellen (u. a. Sharp, 1977) genannt werden.

Unterhalb der euphotischen Zone findet eine primäre Bildung von biogenen Partikeln nicht mehr statt. In diesem Bereich der Wassersäule basiert die energetische Versorgung der Bakterien in erster Linie auf Sedimentationsprozessen und die davon abzuleitende Generierung von für Bakterien verwertbarem DOM (Byung & Azam, 1988; Hoppe et al., in Vorbereitung). Aufgrund der geringen Sedimentationsraten sowie des mit der Tiefe zunehmenden refraktären Charakters des aus sedimentierenden Partikeln resultierenden DOM erreicht die mikrobielle Substratversorgung in diesem Wasserbereich sowohl qualitativ als auch quantitativ nicht das Niveau des Oberflächenbereiches der Wassersäule. Hierauf lassen sich die geringe Abundanz und Biomasse der mikrobiellen Variablen, die davon abhängige, niedrige pDNA - Konzentration sowie die

geringen mikrobiellen Netto - Sekundärproduktionsraten im Tiefenbereich der Wassersäule zurückführen.

Die Pikocyanobakterien können v. a. im ozeanischen Bereich einen wichtigen Bestandteil des Phytoplanktons darstellen (s. Zusammenfassung bei Stockner & Antia, 1986; Jochem, 1990) und einen bedeutenden Anteil an der Primärproduktion erreichen (Iturriaga & Mitchel, 1986; Iturriaga & Marra, 1988; Jochem, 1990). Ihre maximale Abundanz und Biomasse erreichen sie im oberen Bereich der Deckschicht, während bereits an der unteren Grenze der durchmischten Wasserschicht ein ausgeprägter Abundanz- und Biomasserückgang zu verzeichnen ist. Während dieser Untersuchungen wurden Pikocyanobakterien bis zu einer Wassertiefe von 1500 m vorgefunden. Daß sie jedoch auch in tieferen Wasserbereichen zu finden sind, zeigten Lochte & Turley (1988), die noch lebende und sich teilende Pikocyanobakterien in 4500 m auf der Sedimentoberfläche nachwiesen.

Der Einfluß hydrophysikochemischer Rahmenbedingungen auf die in räumlicher und zeitlicher Skala zu betrachtenden Konzentrationen der autotrophen und mikrobiellen Biomasse für das Driftgebiet A spiegelt sich deutlich in den vorgestellten Daten wider. Deckers (1991) bestimmte für den ersten Teil der Driftphase (Frontbereich eines zyklonalen Wirbels) - integriert über 80 m - einen Phytoplanktonkohlenstoffgehalt von $1,9 - 6,2 \text{ g C m}^{-2}$, während sie für die zweite Driftphase (antizyklonale Driftbahn) lediglich $0,8 - 1,5 \text{ g C m}^{-2}$ ermittelte. Der gleiche Trend zur Abnahme der autotrophen Werte während der 2. Driftphase ist auch für die Chlorophyll *a* -Konzentrationen feststellbar (Deckers, 1991), wohingegen sich dazu als weitere autotrophe Variablen Abundanz und Biomasse der Pikocyanobakterien gegenläufig verhalten (s. u.). Für das Driftgebiet B läßt sich über die gesamte Driftphase für die Biomasse des Phytoplanktons und den Chlorophyll *a* - Gehalt keine so deutliche Variabilität feststellen.

Der Wechsel von der divergenten in die konvergente hydrographische Struktur im Untersuchungsgebiet A wird auch durch die Abundanz und Biomasse der Pikocyanobakterien deutlich dokumentiert. Zu Beginn des Driftexperimentes im Untersuchungsgebiet A ist, analog zum Untersuchungsgebiet B, im Oberflächenbereich nur eine geringe Pikocyanobakterienabundanz feststellbar (ca. $5 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$). Mit dem Übergang in die durch Abtrieb charakterisierte hydrographische Struktur sanken die Nitratwerte, wodurch sich in diesem Wasserkörper eine höhere Pikocyanobakterienabundanz (bis $29 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$) aufgrund ihres 'competitive advantage' in einer stickstoffverarmten Umwelt (vergl. Kapitel 4.3.) entwickeln konnte. Im Untersuchungsgebiet B wurden von Beginn an sehr hohe Nitratkonzentrationen und ca. um 3°C niedrigere Wassertemperaturen im Oberflächenbereich vorgefunden. Dennoch ergeben sich mit einer maximalen Zellzahl von $18,6 \cdot 10^9 \text{ Zellen m}^{-3}$ im Vergleich zum Untersuchungsgebiet A ebenfalls relativ hohe Pikocyanobakterienabundanzen, was weitere Faktoren zur Begünstigung der Pikocyanobakterienentwicklung vermuten läßt. Inwieweit der Anstieg der Zellzahlen und -biomasse dieser Organismengruppe zum Ende des Driftexperimentes bei nahezu unverändert hohen Nährsalzkonzentrationen als saisonales und / oder hydrographisches Signal zu interpretieren ist, kann nicht ausreichend geklärt werden.

Die Abundanz und Biomasse der Bakterien entspricht weitestgehend dem für die Pikocyanobakterien vorgefundenen Muster. Mit der sich während des Driftexperimentes III (Untersuchungsgebiet A) verändernden hydrographischen Situation zu einer Abtriebsbewegung der Wassermassen steigen die Abundanz- und Biomassewerte in der euphotischen Zone von ca. $0,34 - 0,70 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} bzw. $5,0 - 10,0 \text{ mg C } m^{-3}$ auf maximal $2,20 \cdot 10^{12}$ Zellen m^{-3} bzw. $30,2 \text{ mg C } m^{-3}$. Zusätzlich zeichnen sich für den Tiefenbereich der Wassersäule im Vergleich zur ersten Driftphase deutlich höhere Bakterienabundanzen ab, die sehr gut die konvergente Struktur der Wassersäule dokumentieren. Vergleichbare Konzentrationen der mikrobiellen Bestandsvariablen lassen sich für das Untersuchungsgebiet B erkennen, wobei die kontinuierliche Zunahme der Bakterienabundanz bis zum Ende des Driftexperimentes ebenso wie die der Pikocyanobakterienabundanz als ein mögliches saisonales Signal gewertet werden kann, wobei hydrographische Prozesse jedoch nicht völlig ausgeschlossen werden können.

Auch die horizontale und vertikale Verteilung der pDNA - Konzentration zeigt zumindest für das Untersuchungsgebiet A ein zu den mikrobiellen Bestandsvariablen analoges Muster, während im Untersuchungsgebiet B keine eindeutige Zunahme des pDNA - Oberflächengehaltes festzustellen ist. Da die pDNA - Meßergebnisse in dieser Untersuchungsregion nur auf wenigen Stationsdaten beruhen (2., 3., 6. und 8. Drifttag), während die Driftphase insgesamt 11 Tage umfaßt, entspricht der in Abb. 3. 51 dargestellte Verlauf der Meßwerte einer mathematischen (Invers - Distance - Methode) Abhängigkeit für die fehlenden Drifttage, der nicht unbedingt reale Verhältnisse widerspiegeln muß. Zudem ist die Anstiegsphase der mikrobiellen Meßwerte mit dem 8. Drifttag nicht vollständig erfaßt, so daß eine endgültige Bewertung der pDNA - Messungen für dieses Untersuchungsgebiet nicht möglich ist. Für die Beziehung des pDNA - Gehaltes zur Bakterienzellzahl ergibt sich mit dem Korrelationskoeffizient von $r = 0,84$ ein mit anderen Untersuchungsgebieten (Ausnahme: die Experimente in Zingst) vergleichbarer Korrelationskoeffizient und deutet auch für den Offshore - Bereich auf eine große Abhängigkeit des pDNA - Gehaltes von der Bakterienzahl hin.

Aufgrund anfänglicher methodischer Probleme konnten während des dritten Driftexperimentes im Untersuchungsgebiet A nur für den 11. bis 13. Drifttag Messungen der mikrobiellen Sekundärproduktion durchgeführt werden. Der zeitliche Verlauf, der eine Abnahme der Produktionsleistungen von maximal $5,4 \text{ mg C } m^{-3} d^{-1}$ (11. Drifttag) auf $1,7 \text{ mg C } m^{-3} d^{-1}$ (13. Drifttag) aufzeigt, korrespondiert nicht mit der Anzahl und Biomasse der Bakterien, die während dieses Zeitabschnittes gleichbleibend hohe Werte aufweisen. Indizien, die das Absinken der bakteriellen Produktionsraten erklären könnten, lassen sich aus dem zur Verfügung stehenden Datensatz nicht extrahieren. Ein Abfallen der integrierten Primärproduktionsraten von 780 auf $280 \text{ mg C } m^{-2} d^{-1}$ (Stienen, pers. Mitteilung) ist für den 13. Drifttag zu verzeichnen, während für den 11. und 12. Tag des Driftexperimentes keine großen Unterschiede erkennbar sind. Ein anderes Bild ergibt sich für das Untersuchungsgebiet B, in dem für die mikrobiellen Produktionsraten (Oberflächenmaxima 1. Drifttag: $0,5 \text{ mg C } m^{-3} d^{-1}$; 7. Drifttag: $4,2 \text{ mg C } m^{-3} d^{-1}$) eine Beziehung mit den im Laufe des Experimentes ansteigenden Bakterienabundanzen besteht. Erwähnt werden muß in diesem Zusammenhang, daß die

Produktionsdaten für den 4. - 6. Drifttag nicht gemessene Werte darstellen (vergl. Abb. 3.49), sondern entsprechend den in den 'Anmerkungen zu den Grafiken' gemachten Angaben berechnet wurden.

Sowohl die Abundanz der Pikocyanobakterien als auch die der Bakterien sowie die mikrobiellen Netto - Sekundärproduktionsraten und die bestimmten pDNA - Konzentrationen ($0,5 - 11,2 \text{ mg pDNA m}^{-3}$) stehen mit Ergebnissen aus Untersuchungen in vergleichbaren Hochseearalen in guter Übereinstimmung (Pikocyanobakterien: Iturriaga & Marra, 1988; Jochem, 1990; Bakterien: Holligan et al., 1984; Sieracki et al., 1985; mikrobielle Netto - Sekundärproduktion: Turley & Lochte, 1985; JGOFS - Report No. 4, 1990; pDNA: Paul & Myers, 1982; Falkowski & Qwens, 1982; Paul & Carlson, 1984).

Die v. a. für das Untersuchungsgebiet A vorgefundene unterschiedliche Abundanz und Biomasse der Bestandsvariablen in Abhängigkeit von der hydrographischen Situation findet ihren Niederschlag in den pelagialen Strukturen. Infolgedessen wurden während der antizyklonalen Driftphase in der Untersuchungsregion A die geringsten Gesamt - POC - Gehalte nachgewiesen, wohingegen die POC - Konzentrationen während der zyklonalen Driftphase in der gleichen Untersuchungsregion und im Untersuchungsgebiet B besonders für den Oberflächenbereich ähnliche Konzentrationen zeigen. Bei diesen Betrachtungen muß allerdings den unterschiedlichen Ausdehnungen der jeweiligen homogenen Deckschicht und der Konzentrierung von v. a. der Bakterien- und Pikocyanobakterienbiomasse im Oberflächenbereich der Wassersäule Rechnung getragen werden, was durch die vorgenommene Integration der Werte nicht berücksichtigt wird und somit die realen Verhältnisse nicht korrekt wiedergegeben werden. Dieses gilt besonders für das Untersuchungsgebiet A während der antizyklonalen Driftphase (Deckschichtbereich = $0 - 50 \text{ m}$); aufgrund der hydrographischen Gegenbenheiten, die den möglichen vertikalen Verteilungsraum für die Planktonorganismen in diesen Tiefenbereichen markieren, scheint die in den Abbildungen 3.55, 3.56 und 3.57 vorgenommene Tiefeneinteilung jedoch berechtigt zu sein.

Ein weiterer wesentlicher Unterschied zum Untersuchungsgebiet A (antizyklonale Phase) und zum Untersuchungsgebiet B findet sich in der z. T. deutlich geringeren Biomasse des Detritus-, Phytoplankton- und Nanoflagellatenkohlenstoffes, während die absolute Biomassekonzentration der Bakterien und Pikocyanobakterien deutlich höhere Werte erreicht. Die erhöhte Biomasse der Pikocyanobakterien ($1,9 \text{ mg C m}^{-3}$ gegenüber $1,0$ (Untersuchungsgebiet A, zyklonale Phase) bzw. $1,1 \text{ mg C m}^{-3}$ (Untersuchungsgebiet B)) innerhalb des Deckschichtbereiches könnte durch die abnehmende Nitratkonzentration (s. o.) erklärt werden. Dennoch müssen weitere Faktoren für die Abundanzzunahme der Pikocyanobakterien, wie sie bereits für die Entwicklung der Cyanobakterienabundanz im Untersuchungsgebiet B angedeutet wurden (geringere Temperatur, hohe Nährsalzkonzentrationen), berücksichtigt werden. Schwieriger gestaltet sich die Interpretation der erhöhten bakteriellen Abundanz und Biomasse für diese Untersuchungsphase, die nicht mit den Primär - und mikrobiellen Sekundärproduktionsraten korrespondieren. Inwieweit die im Vergleich zur ersten Driftphase hohe Bakterienabundanz als historisches Signal im Sinne einer vorausgehenden guten Substratversorgung in diesem Wasserkörper, die durch die hohe mikrobielle Produktionsaktivität für den 11.

Drifttag möglicherweise angedeutet wird, zu interpretieren ist, muß dahingestellt bleiben. Auch die für diesen Wasserkörper niedrige Biomasse der Nanoflagellaten könnte unter der Annahme einer zur Nanoflagellatenbiomasse konstanten 'Grazingaktivität' auf das Bakterioplankton während der gesamten Driftphase die erhöhte Abundanz und Biomasse erklären.

Eine mögliche Abhängigkeit der Pelagialstrukturen von den hydrographischen Bedingungen deutet sich auch in den Ergebnissen der Größenfraktionierungen des pDNA - Gehaltes an. Die pDNA - Fraktionierungen für den Transitionsbereich (8. Drifttag entspricht 15. Mai) zwischen der divergenten und konvergenten hydrographischen Struktur während des dritten Driftexperimentes im Untersuchungsgebiet A und für das Ende der antizyklonalen Driftphase im Untersuchungsgebiet B weisen besonders für die piko- und nanoskaligen Größenstrukturen unterschiedliche Verteilungsmuster auf. Während sich für das Experiment in der Transitionszone 50,5 - 70,6 % des pDNA - Gehaltes annähernd gleichmäßig auf die Größenklassen von $\geq 0,2 - < 0,6$ und $\geq 0,6 - < 1 \mu\text{m}$ verteilen, entfällt für die Station im Untersuchungsgebiet B ein deutlich höherer pDNA - Anteil (64,0 - 95,3 %) auf den gleichen Größenklassenbereich, wobei sich bis auf zwei Ausnahmen (40 und 1000 m) über 50,0 % des pDNA - Gehaltes innerhalb des Größenbereiches $\geq 0,2 - < 0,6 \mu\text{m}$ befinden.

Diese Konzentrierung des größten Anteils des pDNA - Gehaltes auf die Fraktion $\geq 0,2 - < 0,6 \mu\text{m}$ wird durch mikroskopische Analysen der Zelldimensionen der Bakterienzellen bestätigt ($0,34 \mu\text{m}$), die im Vergleich zum Untersuchungsgebiet B für die Station im Transitionsbereich einen höheren mittleren Zelldurchmesser ($0,48 \mu\text{m}$) ergeben. Des weiteren weist der Größenbereich $\geq 3 \mu\text{m}$ bis auf eine Ausnahme signifikant höhere pDNA - Anteile an dieser Station auf, was auf Bedingungen hindeutet, die die Entwicklung von größeren Bakterienzellen und eventuell auch anderen Organismengruppen begünstigen. So sind für den Transitionsbereich zweier unterschiedlicher hydrographischer Strukturen als auch für den Frontbereich von Wirbelstrukturen vertikale und advective Austauschprozesse durch gegenläufige Drehbewegungen denkbar, die sich in ihrer Konsequenz durchaus stimulierend auf bestimmte Organismotypen auswirken können, während die Entwicklung anderer Organismen behindert wird (Lochte & Pfannkuche, 1987). Diesbezügliche Beobachtungen über eine Zunahme der bakteriellen Produktion in den Frontbereichen von zyklonalen und antizyklonalen Wirbeln publizierten Peele et al. (1985) und Hanson et al. (1986).

Bei der Betrachtung der pelagialen Strukturen ist besonders auffällig, daß selbst für allochthon kaum beeinflusste Meeresregionen ein relativ hoher Detritusanteil den POC - Pool dominiert. Daß es sich bei der ~~zusammengefaßten~~ Gruppe 'Detritus / Zooplankton' im wesentlichen um Detritus handelt, ergibt sich aus der von Reitmeier (1990) für den gleichen Fahrabschnitt bestimmten Mikrozooplanktonbiomasse von $2,2 \text{ mg C m}^{-3}$ für beide Untersuchungsgebiete und aus der Mesozooplanktonbiomasse (gemittelt von 0 - 100 m aus Tag- und Nachtfängen) von 8,5 (Untersuchungsgebiet A) bzw. $12,3 \text{ mg C m}^{-3}$ (Untersuchungsgebiet B), die insgesamt einen prozentualen Anteil von 5,8 - 17,7 % innerhalb dieser Gruppierung erreichen. Eine Abhängigkeit des Detritusgehaltes von den Primär - und Sekundärproduktionsprozessen kann vermutet

werden, weil die Detrituskonzentration im Deckschichtbereich im Vergleich zum darunterliegenden Wasserkörper (bis 80 m) um ca. das Doppelte höher liegt. Da jedoch nur für einen geringen Teil der produzierten Biomasse ein Eingang in den Detritus - Pool wahrscheinlich ist (große, tote Zellen und Zelltrümmer unterliegen einer erhöhten Sedimentation; der größte Anteil der produzierten Biomasse wird im Nahrungsnetz inkorporiert und respiriert), muß von einer Detritusakkumulation ausgegangen werden, die nur über geringe Partikelgrößen, die eine geringe Sedimentationsrate besitzen, erreicht werden kann (vergl. Kap. 4.3.). Als weitere Prozesse für die Synthese von partikulärem Detritusmaterial könnten Cluster - Bildung von gelöstem organischem Material und Adsorptionsprozesse von partikulärem organischem und anorganischem Material mit DOM vermutet werden. Daß im Meerwasser der Hauptpool des organischen Materials das DOM darstellt, beschrieben unlängst Suzuki et al. (1985) und Sugimura & Suzuki (1988). Messungen von Williams und Gordon (1970) bezüglich des $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ - Verhältnisses von DOM und POM für Proben aus dem Tiefenwasser ergaben vergleichbare Proportionen, die auf eine enge Beziehung beider Komponenten zumindest in diesem Wasserbereich hindeuten.

Insgesamt betrachtet weisen die pelagialen Strukturen des Nordostatlantiks in ihren absoluten Werten verglichen mit anderen Untersuchungsgebieten die geringste Biomasse auf, während für die prozentualen Anteile der Einzelkomponenten vergleichbare Proportionen in ihrer Zusammensetzung vorgefunden wurden.

Die Ergebnisse des dritten Driftexperimentes im Untersuchungsgebiet A dokumentieren einen deutlichen Einfluß der hydrographischen Situation auf die Struktur des pelagialen Systems. Inwieweit sich diese Beobachtungen generalisieren lassen, kann an dieser Stelle nicht beantwortet werden, da es sich bei diesen Wirbeln um komplexe hydrographische Strukturen handelt, die neben unterschiedlich ausgeprägten Auf- und Abtriebsmomenten auch durch komplizierte vertikale und advective Austauschprozesse in ihrem Frontbereich charakterisiert sind. Des weiteren ist für die Beurteilung der biologischen Prozesse innerhalb der Wirbelstrukturen Alter und Ursprungsort der eingeschlossenen Wassermassen von entscheidender Bedeutung. Da mesoskalige Eddystrukturen bis zu 3 Jahren ihre hydrographische Stabilität bewahren können (Angel & Fasham, 1983) und während ihrer Drift sowohl unterschiedliche Wassermassen passieren als auch innerhalb der von ihnen isolierten Wasserkörper die pelagischen Strukturen Sukzessionsprozessen unterliegen können, ergibt sich innerhalb und außerhalb der Wirbel eine Vielzahl von vergleichbaren oder abweichenden biologischen Entwicklungsstadien. Folglich werden saisonal bedingte, pelagische Prozesse wie z. B. die Frühljahrsblüte im Nordostatlantik aufgrund der Vielzahl der in dieser Meeresregion vorhandenen unterschiedlichen hydrographischen Strukturen (s. o.) nicht einheitlich der nördlich gerichteten Deklinationsbewegung der Sonne folgen, sondern fleckenhaft der allgemeinen pelagialen Frühljahrsentwicklung voraus sein oder nachfolgen.

Aufgrund fehlender hydrographischer Vermessungen der Untersuchungsgebiete sowie nicht durchgeführter chemischer und planktologischer Messungen während des 4. Fahrabschnittes der Meteor - Reise Nr. 10 ist für diesen Untersuchungsabschnitt keine direkte Beurteilung der vorgefundenen Systemstadien

möglich. Zusätzlich wird eine differenzierte Interpretation der mikrobiologischen Daten aufgrund der Probennahmestrategie, die nur dem *Euler'schen Prinzip* folgen konnte, erschwert. Die Ergebnisse können jedoch mit den während der Frühjahrsblüte des Fahrtabschnittes M 10 / 2 bestimmten mikrobiologischen Daten bezüglich der Größenordnung und des saisonalen Aspekts verglichen werden. Aufgrund der fehlenden hydrophysikochemischen Daten soll die vorgefundene und in erster Linie vermutlich auf die unterschiedlichen hydrographischen Bedingungen in den Untersuchungsgebieten zurückzuführende große Variationsbreite der mikrobiologischen Variablen jedoch nicht Gegenstand dieser Diskussion sein. Vielmehr sollen die absoluten Skalen der Meßergebnisse dieses Fahrtabschnittes unter dem Aspekt einer möglichen Abhängigkeit von der Saisonalität im Vordergrund stehen.

Die hydrographischen Bedingungen im Untersuchungsgebiet A unterscheiden sich deutlich von denen des Untersuchungsgebietes B. Aufgrund der nördlichen Lage des Untersuchungsgebietes B ist gegenüber dem 2. Fahrtabschnitt nur ein Temperaturanstieg im Oberflächenbereich von 2,0 °C festzustellen und bedingt durch den geringeren Wärmefluß der Sonneneinstrahlung läßt sich die gegenüber dem Untersuchungsgebiet A geringere thermische Stratifizierung der Wassersäule zwischen 11 - 40 m erklären. Demgegenüber ist eine zwischenzeitliche Erwärmung im Oberflächenbereich des Untersuchungsgebietes A um ca. 5,0 °C auf maximal 18,3 °C zu verzeichnen. Begründet durch die unterschiedlich starke, thermische Stratifizierung der Wassersäule können für die Untersuchungsregion A gegenüber der Untersuchungsregion B eher oligotrophe Verhältnisse im Deckschichtbereich vermuten werden, was auch durch die mikrobiologischen Ergebnisse teilweise angedeutet wird.

Daß sich während dieses Fahrtabschnittes das Pelagial beider Untersuchungsgebiete in einer Sommersituation befand, wird durch die v. a. im Untersuchungsgebiet B erhöhte Abundanz und Biomasse der Pikocyanobakterien dokumentiert. Bezogen auf die Mittelwerte der Pikocyanobakterienabundanz zum Ende der Driftexperimente während des 2. Fahrtabschnittes erfolgt eine Erhöhung der Pikocyanobakterienzahl im Untersuchungsgebiet B um den Faktor 5,5, während im Untersuchungsgebiet A lediglich ein Anstieg um den Faktor 1,7 zu verzeichnen ist. Somit läßt sich trotz geringerer Temperatur und thermischer Stratifizierung der Wassersäule im Untersuchungsgebiet B ein höherer Anstieg der Pikocyanobakterienabundanz für den 4. Fahrtabschnitt feststellen. Aufgrund fehlender Informationen über das hydrographische Umfeld und die Nährsalzsituation der Untersuchungsgebiete kann eine vollständige Interpretation dieses Sachverhaltes nicht erfolgen, aber die in der Literatur (s. Zusammenfassung bei Jochem, 1988) beobachtete signifikante Korrelation der Pikocyanobakterienabundanz mit der Temperatur und abnehmenden DIN - Konzentrationen scheint in diesen Untersuchungen zumindest für die Temperatur nicht bestätigt zu werden.

Saisonal ergeben sich für Abundanz und Biomasse der Bakterien im Vergleich zu den Pikocyanobakterien keine sehr großen Unterschiede in den Untersuchungsgebieten. So wurden während des 4. Fahrtabschnittes (Juli / August) für die Bakterienzahlen im Durchschnitt um 61 bis 88 % höhere Werte als auf dem 2. Fahrtabschnitt (Mai / Juni) ermittelt, während sich bezogen auf die Maximalwerte der Biomasse für beide

Fahrtabschnitte vergleichbare Konzentrationen ergeben. Da für den 4. Fahrtabschnitt keine chemischen und planktologischen Daten zur Verfügung stehen, ist eine genaue Diskussion der gesteigerten mikrobiellen Biomasse und Zellzahlen nicht möglich. Vermutlich können die z. T. etwas höheren Abundanzen dieser Jahreszeit auf eine gesteigerte Aktivität des Phytoplanktons in Kombination mit einer erhöhten Wassertemperatur, die zu einem schnelleren Metabolismus beiträgt, zurückgeführt werden (siehe Kap. 4.7.2.).

Auch für die bakterielle Netto - Sekundärproduktion ergeben sich im Vergleich zum 2. Fahrtabschnitt bezüglich der Maximalwerte innerhalb der homogenen Deckschicht keine wesentlichen Unterschiede. Auch auf der Basis der integrierten Produktionswerte lassen sich für die Deckschicht und den Bereich der oligophotischen Zone (bis 500 m) bis auf 2 Ausnahmen (Station 594 und 744; vergl. Tab. 3.7) lediglich geringe Unterschiede feststellen. Werden jedoch die Integrationswerte auf die jeweilige Ausdehnung der Wasserkörper bezogen, liegen die gemittelten Produktionsraten in der homogenen Deckschicht für beide Untersuchungsgebiete im Vergleich zum 2. Fahrtabschnitt um ca. das Doppelte höher, während für den oligophotischen Wasserbereich geringere Differenzen auftreten. Aus diesem Sachverhalt resultiert eine zu dieser Jahreszeit insgesamt gesteigerte mikrobielle Produktivität im Bereich der Deckschicht, die sich durchaus mit einer pelagischen 'Sommersituation' erklären läßt, da in langzeitlich stratifizierten Wasserkörpern und der damit verbundenen Nährsalzverarmung der bakteriellen Netto - Sekundärproduktion für Remineralisierungsprozesse eine größere Rolle zukommt (Karrasch, 1988).

Für den pDNA - Gehalt ergeben sich bezogen auf den 2. Fahrtabschnitt mit maximal 9,7 - 19,2 mg pDNA m⁻³ etwa um den Faktor 2 höhere Konzentrationen. Da für diesen Fahrtabschnitt insgesamt höhere Bakterienabundanzen sowie eine gute Korrelation des pDNA - Gehaltes mit der Bakterienzellzahl für den Oberflächenbereich der Wassersäule (0 - 500 m) zu beobachten sind ($r = 0,922$), läßt sich im wesentlichen der erhöhte pDNA - Gehalt auf die gesteigerte Bakterienabundanz zurückführen. Die vorgefundene Aufteilung des pDNA - Gehaltes auf unterschiedliche Größenklassen ergibt auch für diesen Fahrtabschnitt eine typische Fraktionierung mit einer Konzentrierung des pDNA - Gehaltes im pikoskaligen Bereich. Dabei entfallen insgesamt 40,0 - 69,1 % des pDNA - Gesamtgehaltes auf die in erster Linie durch Bakterien vertretene Größenklasse $\geq 0,2 - < 0,6 \mu\text{m}$. Wie bereits für andere Untersuchungsgebiete gezeigt werden konnte, ist nur ein geringer Teil der pDNA - Konzentration mit größeren Fraktionen ($> 3 \mu\text{m}$) assoziiert.

Kein funktionaler Zusammenhang scheint sich aus einer Korrelation des pDNA - Gehaltes mit der Bakterienabundanz für sieben Tiefseeschnitte (500 bis 5 m über dem Sediment bei absoluten Wassertiefen von 2870 und 4572 m) mit einem Korrelationskoeffizienten von $r = 0,251$ (Untersuchungsgebiet A) bzw. $r = 0,476$ (Untersuchungsgebiet B) zu ergeben. Für diese Betrachtung gelten jedoch die Einschränkungen über die Aussagekraft von Korrelationsanalysen mit geringen Meßlängen (vergl. Kap. 4.4.). Auffällig sind die regionalen Unterschiede bezüglich der Mittelwerte der mikrobiellen Abundanz, die in der Tiefsee des Untersuchungsgebietes B (bis 2870 m) im Vergleich zum Untersuchungsgebiet A (bis 4572 m) im Mittel um 33 % niedriger liegen, während ein um 50 % höherer mittlerer pDNA - Gehalt festzustellen ist. Aus der

Kondensation des im Untersuchungsgebiet B höheren pDNA - Gehaltes auf eine im Mittel geringere Bakterienabundanz resultiert ein unkorrigierter, spezifischer pDNA - Zellgehalt von $15,0 \text{ fg pDNA Bakterienzelle}^{-1}$ (vergl. Kap. 3.6.; Tab. 3.8). Nur Paul & Carlson (1984) ermittelten mit $14,4 \text{ fg pDNA Bakterienzelle}^{-1}$ einen vergleichbar hohen spezifischen pDNA - Zellgehalt. Für das Untersuchungsgebiet A ergibt sich dagegen - bezogen auf die mittlere pDNA - Konzentration in den Bakterienzellen ($6,4 \text{ fg pDNA Bakterienzelle}^{-1}$) - eine gute Übereinstimmung mit Arbeiten anderer Autoren (McCoy & Olson, 1985; Paul et al., 1985; Holzapfel - Pschorn et al., 1986). Eine abschließende Beurteilung des hohen pDNA - Gehaltes pro Bakterienzelle in der Tiefsee des Untersuchungsgebietes B sowie der möglichen physiologischen und ökologischen Hintergründe ist zum derzeitigen Kenntnisstand der Mikrobiologie der Tiefsee nicht möglich. Außerdem besteht die Möglichkeit einer Beeinflussung der pDNA - Meßergebnisse durch zusätzliche pDNA - Quellen (Tiefseeorganismen, Detritus) wie sie durch die positiven Ordinatenabschnitte der Regressionsanalyse angezeigt werden. Zwar ergeben sich für beide Untersuchungsgebiete vergleichbare Ordinatenabschnitte, dennoch läßt sich ein vermutlich höherer pDNA - Hintergrundlevel für das Untersuchungsgebiet B aufgrund der relativ hohen Streuung der einzelnen Datenpunkte nicht völlig ausschließen.

Von besonderem Interesse für das JGOFS - Projekt ist die Bilanzierung des Kohlenstoffkreislaufes innerhalb der Ozeane. Inwieweit CO_2 über die Photosynthese und sich anschließende Sedimentationsvorgänge der Atmosphäre entzogen und längerfristig in den Sedimenten fixiert werden kann, hängt von abiotischen und biotischen Prozessen ab. Innerhalb der biotischen Umsatzprozesse kommt den Bakterien eine besondere Bedeutung zu, die im folgenden kurz dargestellt werden soll.

In der oberen euphotischen Zone, besonders während einer ausgeprägten Stratifizierung der Wassersäule, bringen die Bakterien durch die Nutzung von vor allem gelösten organischen Kohlenstoffverbindungen (Exsudate, Exkretionen und Lysisprodukte; siehe Kapitel 4.7.2.) diesen Teil des fixierten Kohlenstoffes in das System zurück. Diese überwiegend kohlenstoffreichen Verbindungen werden von den Bakterien aufgrund ihrer hohen Affinität zu Nährsalzen (Vaccaro et al., 1977) in eine biologisch hochwertige, partikuläre Biomasse konvertiert (geringes C / N - und N / P - Verhältnis; u. a. Lee & Fuhrman, 1987 bzw. Cuhel & Waterbury, 1984), die dann im 'microbial loop' (Azam et al., 1983) aufgrund von Respirationsprozessen der einzelnen Trophiestufen wieder in CO_2 und Nährsalze transformiert wird. Die Bakterien wirken somit in diesem Wasserbereich einerseits antagonistisch auf CO_2 - fixierende Prozesse ein, andererseits kommt ihnen durch ihre Initialfunktion bei den Remineralisierungsvorgängen ein stabilisierendes Verhalten zu, so daß durch ihre Aktivität weitere CO_2 - Fixierungen und damit verbundene Sedimentationsvorgänge ermöglicht werden. Daß der überwiegende Teil der mikrobiellen Sekundärproduktion in das Nahrungsnetz inkorporiert wird, läßt sich anhand der bakteriellen Biomassekonzentration zeigen, die sich während der jeweiligen pelagischen Stadien nicht signifikant veränderte.

Die Bilanzierung der integrierten autotrophen Netto - Produktionsraten (angenommene Respiration:

10 % nach Stienen, pers. Mitteilung) und heterotrophen Brutto - Produktionsraten (Produktionseffizienz: 60 % nach Calow, 1977; Cole et al. 1982 und 1984) dokumentiert eine große energetische Bedeutung der mikrobiellen Produktionsprozesse in diesem Bereich der Wassersäule. So konnten für den Anteil der integrierten Brutto - Sekundärproduktion zur integrierten partikulären Netto - Primärproduktion zwischen 6,1 und 34,1 % errechnet werden. Im Vergleich mit in der Literatur veröffentlichten Ergebnissen aus tropischen und subtropischen Ozeanregionen (zusammengefaßt bei Karrasch, 1988) ergeben sich für diese Untersuchungen bezogen auf die partikuläre autotrophe Netto - Produktion deutlich geringere mikrobielle Brutto - Produktionsraten. Diese Berechnungen ermöglichen lediglich eine grobe Abschätzung der autotrophen und mikrobiellen Produktionsverhältnisse, da das vom Phytoplankton produzierte partikuläre organische Material nur über Exsudations-, Grazing- und Lysisprozesse (s. Kap. 4.7.2.) in für Bakterien nutzbares gelöstes organisches Material transformiert werden kann.

Unterhalb der euphotischen Zone erfolgen nur noch Abbauprozesse des organischen Materials. Neben der Aufnahme von gelöster organischer Substanz können in diesem Bereich vermehrt Bakterien, die entweder an sedimentierende Partikel angeheftet oder mit langsam sinkenden Partikeln zeitlich begrenzt assoziiert sind, auftreten. Durch diese Bakterien kann die Umsetzung partikulärer und gelöster organischer Substanz mittels exoenzymatischer Aktivitäten eine größere Bedeutung gewinnen (Hoppe et al., in Vorbereitung). Insgesamt sind in diesem Bereich die mikrobiellen Aktivitäten stark herabgesetzt. Dennoch zeigen die von der Oberfläche bis zu den tiefsten Probennahmepunkten in der Wassersäule (500 m) integrierten Werte für die Umsetzung der integrierten partikulären Netto - Primärproduktion mit einer Ausnahme von 103,7 % Anteile zwischen 14,5 und 31,2 %. Intuitiv erscheint der mikrobielle Produktionsanteil von 103,7 % an der partikulären Netto - Primärproduktion, der scheinbar dem Energieerhaltungssatz der Thermodynamik widerspricht, als unrealistisch hoch. Da jedoch bei diesen Betrachtungen streng zwischen den energetischen Prozessen der Produktion, die in der Tat in autochthonen Hochseeregionen von der Respiration aufgrund des Energieerhaltungssatzes nicht übertroffen werden kann, und der möglichen mehrfachen Beteiligung des organischen Kohlenstoffes an der Biomasseproduktion unterschieden werden muß, sind mikrobielle Produktionsraten, die autotrophe Produktionsraten übersteigen, durchaus vorstellbar. Dieser Sachverhalt soll im Kapitel 4.7.2. ausführlicher untersucht werden.

Im Tiefseebereich erfolgt somit durch die bakterielle Aktivität eine weitere Rückführung des in organischer Biomasse gebundenen Kohlenstoffes in CO_2 , die besonders biogene Partikel mit einer geringen Größe, die nur langsam sedimentieren, betrifft. Die hieraus resultierende Remineralisierung der Nährsalze durch den 'mesopelagischen microbial loop' (Byung & Azam, 1988; Hoppe et al., in Vorbereitung) und den wahrscheinlich auch zu postulierenden 'bathypelagischen microbial loop' kann vom Phytoplankton nicht direkt genutzt werden. Erst durch divergente Wasserbewegungen erreichen freigesetzte Nährsalze erneut die euphotische Zone und ermöglichen bei ausreichendem Lichtangebot über die Nitratzufuhr eine erhöhte Primärproduktion, die als 'neue Produktion' bezeichnet wird. Da diese 'neue Produktion' kurzzeitig das epipelagische System aus dem anabolischen und katabolischen Gleichgewicht bringt, wird eine Sedimentations-

rate um annähernd den Betrag der 'neuen Produktion' initiiert.

4.6. Beziehung der pDNA - Konzentration zu biologischen Variablen

Der Gehalt an pDNA im Meer erweist sich primär als eine Funktion der vorhandenen Zellzahlen, was auch die Anzahl der organismusbildenden Zellen der Metazoen mit einschließt. Des weiteren ergibt sich eine Abhängigkeit der pDNA - Konzentration aus der Genomgröße jeder Zelle, die sich proportional verhält zur Anzahl und zum Grad repetitiver Sequenzen sowie zum für die Zelle zu bewahrenden Informationsumfang.

Insgesamt konnte bis auf die pDNA - Messungen, die während der Experimente in Zingst durchgeführt wurden (siehe dazu Kapitel 4.4.), für alle pDNA - Untersuchungen ein hoher Korrelationsgrad sowohl zur Abundanz als auch zur Aktivität der Bakterien ermittelt werden. Gleiche Ergebnisse hinsichtlich der engen Bindung der pDNA - Konzentration mit mikrobiellen Variablen berichteten Paul & Myers (1982), Paul et al. (1985), McCoy & Olson (1985) und Holzapfel - Pschorn et al. (1986). Eine weitere substanzielle Zuordnung des pDNA - Gehaltes zur Bakterienabundanz läßt sich aus den durchgeführten Fraktionierungsexperimenten erkennen, die der von Bakterien dominierten Größenklasse $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$ zwischen 50 und 99 % (Paul & Carlson, 1984; Paul et al., 1985; diese Studie) des Gesamt - pDNA - Gehaltes zuweisen. Auch aus den für die Kieler Bucht und Kieler Förde sowie für die zentrale Ostsee zusammengefaßten Abundanzen einzelner Organismengruppen (Bakterien, Pikocyanobakterien, autotrophe Pikoflagellaten, heterotrophe Nanoflagellaten, Nano- und Mikrophytoplankton) ergibt sich eine Dominanz bakterieller Zellen, deren Abundanz etwa eine Größenordnung über der Zellzahl der Pikocyanobakterien als zweithäufigste pelagische Komponente liegt. Daß diese vorgefundenen Abundanzverhältnisse prinzipiell auf den gesamten marinen Bereich übertragbar sind, ergibt sich aus der zusammengefaßten Literatur über mögliche Bakterien- (Thingstad, 1987) und Pikocyanobakterienkonzentrationen (Jochum, 1990).

Der in dieser Studie um den Ordinatenabschnitt korrigierte DNA - Gehalt pro Bakterienzelle von 2,0 - 12,0 fg DNA Bakterienzelle⁻¹ (Mittelwert = 6,3 fg DNA Bakterienzelle⁻¹) bzw. bezogen auf einen 71 %igen Anteil der bakteriellen pDNA am Gesamt - pDNA - Gehalt (siehe Kapitel 3.6.) von 4,5 - 10,7 fg DNA Bakterienzelle⁻¹ (Mittelwert = 7,0 fg DNA Bakterienzelle⁻¹) stimmt mit Arbeiten von anderen Autoren gut überein. So ermittelten für die Größenfraktion $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$ Paul & Carlson (1984) für den limnischen und marinen Bereich 5,8 - 14,4 fg DNA Bakterienzelle⁻¹ (Mittelwert = 9,8 fg DNA Bakterienzelle⁻¹) und Paul et al. (1985) für den marinen Bereich 5,7 fg DNA Bakterienzelle⁻¹. Vergleichbare Werte fanden bei Grundwasseruntersuchungen McCoy & Olson (1985) und Holzapfel - Pschorn et al. (1986) mit 7,1 bzw. 6,7 fg DNA Bakterienzelle⁻¹.

Der Vergleich dieser Werte mit den in der Literatur vorhandenen DNA - Gehalten von Bakterienzellen liefert unterschiedliche Ergebnisse. In früheren Arbeiten geben Spektor (1956) und DeDeken & DeDeken (1959) pDNA - Gehalte von Bakterienzellen zwischen 0,3 und 5,2 % des Trockengewichtes an. Diese eher als

gering zu bemessenden pDNA - Anteile stehen nicht im Einklang mit neueren Ergebnissen von z. B. Fuhrman & Azam (1982) und Simon & Azam (1989), die prozentuale pDNA - Anteile von $> 10\%$ bzw. in Abhängigkeit von den Zelldimensionen zwischen 5,2 und 12,7 % am Trockengewicht ermittelten. Fuhrman & Azam (1982) führen die von diesen Autoren angegebenen geringen pDNA - Anteile am Bakterientrockengewicht auf die damalige Unkenntnis über die extrem geringe Größe des natürlichen Bakterioplanktons zurück.

Geht man von der Überlegung aus, daß sich ein großer Anteil des Bakterioplanktons aus kokkalen Zellen mit einem Durchmesser von $0,3\text{ }\mu\text{m}$ zusammensetzt (Watson et al., 1970; Fuhrman, 1981), die dann ca. $7,5\text{ fg C Zelle}^{-1}$ (nach der in dieser Studie verwendeten Konversionsfunktion) beinhalten, scheinen DNA - Gehalte mit einem Trockengewichtsanteil von 0,3 - 5,2 % zu niedrig zu sein (Fuhrman & Azam, 1982). Wird für solche Zellen - ausgehend von einem 50 %igen Kohlenstoffgehalt am Trockengewicht (Simon & Azam, 1989) - ein von Spektor (1956) und DeDeken & DeDeken (1959) im mittleren Bereich liegender 1,5 %iger DNA - Anteil am Trockengewicht gewählt, so ergibt sich ein DNA - Gehalt von $0,23\text{ fg DNA Zelle}^{-1}$, was gegenüber dem DNA - Gehalt des Bakteriophagen Lambda, der nur ca. 50 Gene enthält (Watson, 1970), lediglich eine um das 4,6fache höhere DNA - Konzentration ausmacht. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist für die genetischen Informationen unabhängiger lebender Zellen ein deutlich größerer DNA - Gehalt Zelle^{-1} zugrunde zu legen.

Aktuellere Arbeiten (Kingsbury, 1969; Bak et al., 1970) berichten von einem DNA - Zellgehalt von 1,7 - $11,5\text{ fg DNA Zelle}^{-1}$, während Stanier et al. (1976) mit Werten von 0,8 - $4,8\text{ fg DNA Bakterienzelle}^{-1}$ relativ geringe DNA - Zellkonzentrationen veröffentlichten. Somit fügen sich die in dieser Studie erarbeiteten pDNA - Ergebnisse gut in das Gesamtbild anderer Studien ein. Auch die Verifizierung der pDNA - Messungen aufgrund theoretischer Überlegungen und mit neueren Literaturwerten deutet eine realistische Erfassung der ambienten pDNA - Konzentrationen für das Bakterioplankton an.

Dennoch muß die Abschätzung der spezifischen pDNA - Gehalte der Bakterienzellen unter Berücksichtigung des Ordinatenabschnittes und des mittleren prozentualen Anteils der pDNA - Konzentration in der Größenklasse $\geq 0,2 - < 1\text{ }\mu\text{m}$ auf jeden Fall kritisch bewertet werden und kann nur als eine Annäherung an reale Verhältnisse gesehen werden. Dieses gilt besonders für die pDNA - Konzentrationen aus der Tiefsee, da eine Korrektur über den Ordinatenabschnitt bei sehr geringen Korrelationskoeffizienten sehr fragwürdig erscheint und die generelle Aussagekraft der Ordinatenabschnitte kritisch beurteilt werden muß (s. u.). Demzufolge können die im Kapitel 4.1.3. angestellten Überlegungen bezüglich des Konversionsfaktors für die Berechnung der mikrobiellen Zellproduktion aus der $[^3\text{H} - \text{Methyl}] - \text{Thymidin}$ - Inkorporation lediglich eine ungefähre Abschätzung der Faktorgrenzen ergeben (vergl. Kapitel 4.1.3.).

Nicht in jedem Fall konnte mit den mikrobiologischen Variablen ein übereinstimmendes Verteilungsmuster festgestellt werden. Daß zumindest lokal die Präsenz von Organismen mit hohen pDNA -

Gehalten (Zellkolonien und Metazoen) einen Einfluß auf die pDNA - Gesamtkonzentration ausübt, muß bei der Bewertung der Einzelergebnisse berücksichtigt werden. In diesem Zusammenhang steht auch die mögliche Assoziation von pDNA mit Detrituspartikeln. Hinweise hierfür ergeben sich bei den Korrelationsversuchen der Bakterienabundanz mit dem pDNA - Gehalt aus den positiven Ordinatenabschnitten. Selbst unter Berücksichtigung aller ermittelten auto- und heterotrophen Zellzahlen für die Kieler Bucht und Kieler Förde scheint ein Teil der pDNA - Konzentration keine Beziehung zu biologischen Variablen zu besitzen. Dieser Sachverhalt muß jedoch an dieser Stelle relativiert werden, da aufgrund der Regressionsanalyse jeder Zelle ein gleicher pDNA - Gehalt zugeordnet wird und hiervon abweichende, spezifische pDNA - Zellgehalte für die Berechnung des Ordinatenabschnittes nicht berücksichtigt werden, so daß die im Rahmen dieser Studie ermittelten Ordinatenabschnitte nicht in jedem Fall auf die Anwesenheit weiterer pDNA - Quellen hinweisen müssen. So wies Holm - Hansen (1969a) für Phytoplanktonarten unterschiedlicher Zellgröße (Kohlenstoffgehalt) einen zur Größe proportionalen, spezifischen DNA - Gehalt von 100 (*Monochrysis lutheri* und *Navicula pelliculosa*) bis 200000 fg DNA Bakterienzelle⁻¹ (*Gonyaulax polyedra*) nach.

Inwieweit an Detritus gebundener pDNA (detDNA) eine Bedeutung bei der pDNA - Messung zukommen könnte, soll kurz erörtert werden. Hohe Anteile an detDNA vermuteten Holm - Hansen et al. (1968), Holm - Hansen (1969) und Sutcliffe et al. (1970). In diesen Untersuchungen wurde das Bakterioplankton quantitativ nicht erfaßt. Die Diskrepanz der gemessenen pDNA - Konzentrationen zur lebenden Biomasse wurde deshalb durch signifikante Beiträge der detDNA am Gesamt - pDNA - Gehalt erklärt. Winn & Karl (1986) erweiterten den Term der detDNA um den Anteil der pDNA, die mit toten oder dormanten Zellen assoziiert ist (nicht replikative pDNA (nrDNA)), und berechneten für den Pazifischen Ozean einen nrDNA - Anteil von 77 - 83 % an der Gesamt - pDNA - Konzentration. Eine Zuordnung des detDNA - Beitrages zum nrDNA - Gehalt war ihnen jedoch nicht möglich. Neuere Untersuchungen, die die Abundanz und Biomasse der Bakterien berücksichtigen (Falkowski & Owens, 1982; Fuhrman & Azam, 1982; Dortch et al., 1983; Paul & Carlson, 1984; Paul et al., 1985; diese Studie mit Ausnahme der Ergebnisse aus dem Zingster Strom und den Wassereinschlüssen), weisen auf eine möglicherweise eher geringere detDNA - Konzentration hin.

Ein denkbarer Mechanismus für die Bildung von detDNA ist neben der zu vermutenden Existenz von an Zellresten gebundener pDNA auch eine Adsorption von gelöster DNA (dDNA) an die Detritusoberfläche. Daß mit einem Konzentrationsbereich von 0,05 - 88,00 mg dDNA m⁻³ die gelöste dDNA im oligo- bis eutrophen aquatischen Milieu eine wichtige Komponente des DOM darstellt, wiesen unlängst Minear (1972), Pillai & Ganguly (1972), Breter et al. (1977), DeFlaun et al. (1986), Paul et al. (1987), DeFlaun et al. (1987) und Karl & Bailiff (1989) nach. Die Verteilung der dDNA folgte der pDNA - Konzentration, der Bakterienabundanz sowie der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion, was vermuten läßt, daß das Bakterioplankton eine bedeutende Quelle (z. B. Mortalität, Lysis, Exkretion) für die dDNA darstellt (DeFlaun et al., 1987). Umsatzzeiten von weniger als einem Tag für den dDNA - Gehalt im Oberflächenwasser (DeFlaun et al., 1987; Paul et al., 1987) weisen auf einen rapiden Abbau dieses Biomoleküls hin. Verantwortlich für diesen raschen Umsatz dürften v. a. Bakterien sein, die durch zellwandassoziierte oder exkretierte Enzyme in

der Lage sind DNA zu hydrolysieren. So wiesen Maeda & Taga (1973) in 1 ml Meerwasser 10^4 zur DNA - Hydrolyse fähige Bakterienzellen über Koloniezählungen nach.

Untersuchungen zur Quantifizierung einer möglichen Adsorption von dDNA an Detritusoberflächen wurden bisher noch nicht durchgeführt. Da die dDNA in aquatischen Systemen einem hohen 'turn - over' unterliegt, kann im Hinblick auf die in dieser Studie zusammengefaßten Ergebnisse über die pDNA - Konzentrationen und spezifischen DNA - Gehalte der Bakterienzellen eher ein geringer Einfluß der detDNA auf die Messung der pDNA - Konzentration vermutet werden. Diese Aussage beschränkt sich jedoch auf den Bereich des marinen Pelagials. Im Sediment dürfte die Adsoption von dDNA an Partikel ungleich höher liegen, da DNA auf silikathaltiges Material mit einem hohen Adsorptionsvermögen reagiert, das in vielen Verfahren für die DNA - Extraktion (z. B. mit Glasstäben und Glasmilch) genutzt wird. Hieraus würde eine Überschätzung der mit intakten Zellen assoziierten pDNA resultieren, wenn nicht vor dem Zellaufschluß eine Auslösung der an Sandpartikel adsorbierten DNA erfolgen würde. Ein geeignetes Verfahren hierfür könnte ein mehrmaliges Waschen der Proben mit 0,1 M SSC - Puffer (siehe Kap. 2.4.2.) darstellen.

Die Korrelationsanalyse des pDNA - Gehaltes (s. Abb. 3.65) ergibt mit Ausnahme der Experimente in Zingst für die Bakterienabundanz und mikrobielle Netto - Sekundärproduktion in allen anderen Untersuchungsgebieten einen Korrelationskoeffizienten von $r \geq 0,8$. Vergleichbar hohe Korrelationskoeffizienten werden auch mit den Pikocyanobakterien (zentrale Ostsee und Nordostatlantik) sowie mit dem POC - und PON - Gehalt (zentrale Ostsee, Nordostatlantik) und dem Chlorophyll *a* - Gehalt (zentrale Ostsee) erreicht. Dabei muß trotz der hohen Korrelationskoeffizienten v. a. für die planktologischen Variablen nicht zwingend eine funktionale Beziehung der Variablen angenommen werden. Dieses wird umso deutlicher, wenn berücksichtigt wird, daß nahezu 61 - 85 % der bestimmten pDNA - Konzentrationen in erster Linie der Bakterienabundanz zuzuordnen sind, die insgesamt an den biologischen Summenvariablen nur einen geringen Anteil ausmacht. Aus dem generellen Vergleich der Korrelationskoeffizienten aller Variablen ergeben sich für die Untersuchungsgebiete mit hohen allochthonen Einträgen (Kieler Bucht, Kieler Förde, Zingster Strom und Wassereinschlüsse) generell niedrigere Koeffizienten als für die von allochthonen Einflüssen eher unberührten Untersuchungsgebiete in der zentralen Ostsee und im Nordostatlantik.

4.7. Schlußbetrachtung

4.7.1. pDNA - Messungen

Für die in dieser Studie verwendete Methodik zur Messung des pDNA - Gehaltes mit dem Hoechstfluorochrom 33258, die weitestgehend auf der Veröffentlichung von Paul & Myers (1982) basiert, konnte eine ausreichende Sensitivität für die geringen pDNA - Konzentrationen mariner Proben nachgewiesen werden. Hierbei scheint die Hoechstfarbe 33258 dem strukturell mit ihr verwandten DAPI - Farbstoff vorzuziehen zu sein, da die Fluoreszenz des DAPI - DNA - Komplexes durch hohe Mg^{2+} - Konzentrationen

negativ beeinflusst werden kann (Paul & Myers, 1982) und die Eigenfluoreszenz des Farbstoffes die der Hoechstfarbe um ca. 155 % übertrifft. Der für die Messungen notwendige Zellaufschluß der filtrierten Proben mittels Ultraschall erwies sich gegenüber den in dieser Studie untersuchten alternativen mechanischen und biochemischen Extraktionsverfahren als am geeignetsten. Aus dem insgesamt geringen Zeitbedarf für Aufarbeitung und Analyse der Proben (ca. 6 - 8 pDNA - Bestimmungen h^{-1}) sowie aus der Lagerfähigkeit des Probenmaterials bei $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ für mindestens 1 Jahr resultiert eine besonders für ökologische Studien erforderliche hohe Probennahmefrequenz und eine davon zeitlich unabhängige Analyse der Proben. Die zusätzlich in dieser Studie vorgefundene Variabilität der Meßergebnisse, die primär auf die für Filtrationen geltenden Einschränkungen zurückzuführen ist, überschreitet nicht die Variationsbreite anderer Summenvariablen.

Aufgrund der hohen Sensitivität der pDNA - Messung könnten prinzipiell auch pDNA - Syntheseraten ermittelt werden. Da diese Methodik jedoch die Gesamt - pDNA - Konzentration erfaßt, ist eine Trennung in pro- und eukaryotische pDNA - Signale nicht ohne weiteres möglich. In einem Vorversuch in der zentralen Ostsee sollte geprüft werden, inwieweit metabolische Inhibitoren geeignet sind, pDNA - Syntheseraten von Pro- und Eukaryonten aufzulösen.

Die Ergebnisse des in der zentralen Ostsee durchgeführten Experimentes mit dem Inhibitor Cycloheximid (hemmt die Peptidyl - Transferase der eukaryotischen 80 S - Ribosomen) und einem Antibiotikagemisch bestehend aus Penicillin (hemmt die bakterielle Zellwandsynthese wachsender Zellen), Streptomycin und Neomycin (beide hemmen die Verknüpfung der Aminosäuren in 70 S - Ribosomen) weisen keinem der eingesetzten Inhibitoren eine ausreichende Selektivität und inhibitorische Wirkung zu. Eine partielle Inhibition von Bakterien und Phytoplankton mit Cycloheximid (Inhibitor für bakteriovore Organismen) wurde auch von Sherr et al. (1986), Taylor & Pace (1986) und Tremaine & Mills (1987) festgestellt, während z. B. Kirchman et al. (1986) und Rieman et al. (1987) keinen Einfluß von Cycloheximid auf Bakterien beobachteten. Auch für das zur Inhibition von bakteriellem Wachstum eingesetzte Antibiotikagemisch ergeben sich aus der Literatur widersprüchliche Beobachtungen. So konnten Anderson & Zeuschel (1970) keinen Einfluß von Penicillin und Streptomycin auf die Exsudationsrate feststellen. Auch Sherr et al. (1986) inhibierten Bakterien ohne das Wachstum von Protozoen zu beeinflussen mit einem Antibiotikagemisch, das neben Vancomycin auch Benzylpenicillin enthielt. Andere Autoren wie z. B. Derenbach & Williams (1974) und Sanders & Porter (1986) stellten dagegen für Penicillin und Streptomycin bzw. Penicillin eine Hemmung der Primärproduktion um 20 - 80 % bzw. für den Einsatz von Penicillin keine effektive Hemmung der Bakterien fest und schließen eine Inhibition des Protozoenwachstums nicht aus.

Ausgehend von der oft fehlenden Selektivität und der z. T. nicht ausreichenden Effektivität der Inhibitoren sowie der in der Literatur vorhandenen, widersprüchlichen, experimentellen Ergebnisse scheint der Einsatz von biochemischen Inhibitoren keine adäquate Technik zur Erfassung der pDNA - Dynamik unterschiedlicher Organismengruppen als auch zur Quantifizierung ökologischer Zusammenhänge zu sein.

Dieses gilt besonders für pelagische Systeme bzw. Stadien, in denen zwischen den einzelnen funktionalen Gruppen eine enge Kopplung des Material- und Energieflusses besteht, wie es z. B. in Systemen, die vornehmlich auf 'regenerierter Produktion' sensu Dugdale & Goering (1967) basieren, vorzufinden ist. Durch den Einsatz eines Inhibitors wird eine Stellgröße innerhalb des kybernetischen Systems beeinflusst, was sich auf alle Systemkomponenten auswirkt. Folglich könnten die von einigen Autoren gemachten Beobachtungen über die nicht vorhandene Selektivität der eingesetzten Inhibitoren in der Weise interpretiert werden, daß die Hemmung statt durch die Inhibitoren direkt eher primär durch die von den Inhibitoren bewirkten Störungen der energetischen und materiellen Wechselbeziehungen verursacht wurde.

Die zusammengefaßte Beurteilung der pDNA - Messung mit dem Hoechstfluorochrom 33258 läßt den Schluß zu, daß diese Methode ein probates Mittel zur Erfassung des pDNA - Gehaltes darstellt. Zur Zeit sind mögliche Einschränkungen hinsichtlich des absoluten pDNA - Signals zu berücksichtigen, da noch keine Kenntnisse über die Basenpaarzusammensetzung der Gesamt - pDNA mariner, heterogen gemischter Populationen vorliegen und die mögliche Existenz von an Detritus gebundener pDNA bisher noch nicht zufriedenstellend quantifiziert werden konnte. Eine Verwendung der pDNA - Messung zur Bestimmung der Biomasse und Abschätzung der Bakterienabundanz im aquatischen Milieu ist aufgrund der differierenden spezifischen pDNA - Gehalte der einzelnen Organismengruppen nicht sinnvoll. Dennoch lassen sich für die Zukunft - basierend auf dieser Methodik - weitere molekularbiologische und ökologisch orientierte Fragestellungen wie z. B. nach der Diversität der pDNA in unterschiedlichen marinen Bereichen über Rekombinationsexperimente (Torsvik et al., 1990), nach der Beziehung zwischen der pDNA und dDNA sowie ihre Bedeutung als zusätzliche Stickstoff- und Phosphatquelle und als extrazellulärer Nukleinsäuren - Precursor oder nach dem genetischen Austausch über Transformationsprozesse, die bereits für Böden (Stewart & Carlson, 1986) nachgewiesen wurden und für marine Sedimente (Aardema et al., 1983) vermutet werden, untersuchen.

4.7.2. Bakterien als pelagische Strukturkomponente

Aus den Ergebnissen der in hydrophysikochemischer Hinsicht unterschiedlichen Untersuchungsgebiete resultiert eine Vielzahl von Aspekten und Fragen, die aufgrund des Umfangs den Rahmen dieser Arbeit bei weitem übersteigen. Deshalb soll abschließend neben einer kurzen Diskussion der vorgefundenen pelagialen Strukturen v. a. auf die Rolle der Bakterien im Energie- und Materialfluß in unterschiedlich physikochemisch definierten Pelagialsystemen eingegangen werden. Darüber hinaus soll versucht werden, mögliche Stellgrößen für die mikrobiellen Umsatzprozesse und Produktivität herauszuarbeiten.

Wenn sich auch die Untersuchungsgebiete durchaus in ihrem absoluten Gesamt - POC - Gehalt und der Biomassekonzentration der einzelnen pelagialen Strukturen voneinander unterscheiden, so besteht eine gute Vergleichbarkeit zwischen den relativen Anteilen der pelagischen Komponenten. (Tab. 4.1; angegebene Werte beziehen sich auf die gesamte Wassersäule der Kieler Bucht und Kieler Förde, den Zingster Strom und die

Wassereinschlüsse sowie auf den Deckschichtbereich der zentralen Ostsee und des Nordostatlantiks). Dieses gilt besonders für die in allen Systemen dominierende Komponente der 'Detritus / Zooplankton' - Fraktion, die sich überwiegend aus Detrituskohlenstoff zusammensetzt (vergl. Kap. 4.1.5.; 4.3.; 4.4.; 4.5.) und meist zwischen 52 und 86 % am Gesamt - POC - Gehalt erreicht. Lediglich in der Kieler Bucht und Kieler Förde wurden für den August mit 28 bzw. 45 % sehr geringe 'Detritus / Zooplankton'- Anteile bestimmt. Dabei ist besonders auffällig, daß selbst in Pelagialsystemen, die überwiegend auf einer autochthonen Energieversorgung basieren, hohe Detritusanteile erreicht werden. Die Tatsache, daß z. T. 50 % und mehr des partikulären organischen Kohlenstoffes im Pelagial nicht lebende Materie darstellt, impliziert ökologische Fragestellungen nach den Ursprüngen (lebendes POC, physikalische Generierung aus dem DOM - Pool (vergl. Kap. 4.5.)), der Dynamik der Produktions- und Eliminationsprozesse ('sloppy feeding' der heterotrophen Organismen, Zellysis, mikrobielle ekto- und extrazelluläre Enzymaktivität, Sedimentation) sowie nach der quantitativen Bedeutung für den Energie- und Materialtransport innerhalb des Pelagials. Dieses gilt besonders für Pelagialbereiche (Meso- und Bathypelagial), deren energetische Grundlage v. a. auf einem mikrobiellen Detritusabbau basiert (Byung & Azam, 1988; Hoppe et al., in Vorbereitung), und somit Detritusumsatzprozesse als Vektor für die Bereitstellung von Nährsalzen zur Ermöglichung 'neuer Primärproduktion' nach Konvektionsphasen und für die energetische Versorgung des Benthals anzusehen sind.

Tab. 4.1: Absolute (abs.; mg C m^{-3}) und relative Verteilung (rel.) der pelagischen Komponenten in der gesamten Wassersäule der Kieler Bucht (KB) und Kieler Förde (KF), im Zingster Strom und in den Wassereinschlüssen (Zingst) sowie im Deckschichtbereich der zentralen Ostsee (z. O.) und des Nordostatlantiks während des 2. Fahrtabschnittes (M 10/2). Det-Zoopl = Detritus / Zooplankton; PHY = Nano- und Mikrophytoplanton; TBB = Gesamtbakterienbiomasse; TCB = Gesamtpikocyanobakterienbiomasse; APFB = autotrophe Pikoflagellatenbiomasse; HNFB = heterotrophe Nanoflagellatenbiomasse.

		Det-Zoopl	PHY	TBB	TCB	APFB	HNFB
KB	abs.	157 - 239	71 - 364	17 - 43	$\leq 1,6$	1 - 5	11 - 31
	rel.	28 - 64%	19 - 65%	3 - 11%	$\leq 0,4\%$	$\leq 1,3\%$	2 - 8%
KF	abs.	341 - 566	120 - 320	51 - 104	$\leq 0,6$	$\leq 1,8$	20 - 35
	rel.	45 - 71%	15 - 43%	6 - 14%	$\leq 0,08\%$	$\leq 0,2\%$	3 - 4%
z.O.	abs.	185	82	50	6	2	28
	rel.	52%	23%	14%	2%	0,6%	8%
Zingst	abs.	14975 - 15677	2825 - 6631	694 - 749	6 - 30	-	87 - 502
	rel.	67 - 80%	15 - 22%	3 - 4%	$\leq 0,1\%$	-	$\leq 2,1\%$
M 10/2	abs.	193 - 250	16 - 49	9 - 15	1 - 2	-	2 - 3
	rel.	79 - 86%	7 - 16%	3 - 7%	$\leq 0,8\%$	-	$\leq 1,1\%$

Den größten Teil des lebenden POC - Gehaltes stellt die Biomasse des Nano - und Mikrophytoplanktons. Die hohe Variabilität zwischen den einzelnen Untersuchungsgebieten (7 - 65 % des Gesamt - POC - Gehaltes) deutet die große Abhängigkeit dieser Planktongruppe von abiotischen Bedingungen an (z. B. Nährsalz- und Lichtangebot). Mit einer Ausnahme für den Biomasseanteil der autotrophen Pikoflagellaten in der Kieler Bucht werden vom autotrophen Pikoplankton entsprechend ihrer Angepaßtheit an eine stickstoffverarmte Umwelt (Jochem, 1990) die höchsten Beiträge am Gesamt - POC - Gehalt in der zum Untersuchungszeitpunkt oligotrophen zentralen Ostsee angetroffen. Für die POC - Anteile der Bakterien und heterotrophen Nanoflagellaten ergibt sich insgesamt eine geringe Variabilität. Hierbei muß jedoch die hohe Dynamik, der

diese Organismen unterliegen (gilt auch für die Pikocyanobakterien und autotrophen Pikoflagellaten), berücksichtigt werden. Deshalb sind die 'standing stocks' eher als untere Abundanzgrenzen zu werten, während ihre Biomasseproduktion größtenteils in das Nahrungsnetz inkorporiert wird (s. u.). Für die erfaßten heterotrophen Organismen läßt sich sowohl relativ als auch absolut eine Biomassedominanz der Bakterien erkennen, die zwischen 3 und 14 % des POC - Gehaltes erreicht.

Tab. 4.2: Prozentuale Beziehung der mikrobiellen Netto - Sekundärproduktion (BP %) und der Netto - Primärproduktion (PP %) am Gesamt - POC - Gehalt, bakterielles B / P - Verhältnis = Verdopplungszeit der mikrobiellen Biomasse pro Tag (B/P), zellspezifische mikrobielle Produktionsraten (BP / TBN; fg C Bakterienzelle⁻¹ d⁻¹) und prozentualer Anteil der bakteriellen Brutto - Sekundärproduktion (Produktionseffizienz = 60 %) an der Netto - Primärproduktion (B-BP / PP - %) in der gesamten Wassersäule der Kieler Bucht (KB) und Kieler Förde (KF), in den Wassereinschlüssen des Zingster Stromes (A, B = Wassereinschlüsse) sowie im Deckschichtbereich der zentralen Ostsee (z. O.) und des Nordostatlantiks während des 2. und 4. Fahrtabschnittes (M 10/2; M 10/4).

	BP %	PP %	B/P	BP / TBN	B-BP / PP - %
KB	0,9 - 6,2	-	0,5 - 7,7	3,6 - 29,6	-
KF	2,4 - 13,1	-	1,0 - 3,5	9,0 - 22,8	-
z.O.	7,1	16,1	1,7	8,8	70,6
Zingst A	1,0	8,7	3,6	8,0	19,6
B	1,8	26,0	1,8	15,2	11,3
M 10/2 47°N	0,4	5,8 - 10	20,8	1,7	17,5
57°N	0,3	7,5	24,6	1,0	13,9
M 10/4	-	-	14,7	1,3	-

Unter Berücksichtigung der mikrobiellen Produktivität und aufgrund ihrer Relationen zur Netto - Primärproduktion (Tab. 4.2; angegebene Werte beziehen sich auf die gesamte Wassersäule der Kieler Bucht und Kieler Förde, den Zingster Strom und die Wassereinschlüsse sowie auf den Deckschichtbereich der zentralen Ostsee und des Nordostatlantiks) muß den Bakterien für den Material- und Energiefluß innerhalb des Pelagials eine große Bedeutung eingeräumt werden. Besonders für die Beschreibung der mikrobiellen Produktionsaktivität in Form des prozentualen Anteils am Gesamt - POC - Gehalt (BP %), der Verdopplungszeit der bakteriellen Biomasse (B / P), der spezifischen Produktivität der Bakterienzellen (BP / TBN) und der Gegenüberstellung des mikrobiellen Brutto - Produktionsanteils zur partikulären Netto - Primärproduktion (B-BP / PP - %) lassen sich meist für die Kieler Bucht, Kieler Förde, zentrale Ostsee und z. T. für die Wassereinschlüsse des Zingster Stromes die höchsten Aktivitäten bzw. höchsten Anteile feststellen. Dabei werden maximal Produktionsanteile am Gesamt - POC - Gehalt von 13,1 % (Kieler Förde im Juni), Verdopplungszeiten der Bakterienbiomasse von einem halben Tag (Kieler Bucht), spezifische Zellproduktivitäten von 22,8 - 29,6 fg C Bakterienzelle⁻¹ d⁻¹ (Kieler Bucht und Kieler Förde) und ein Anteil der mikrobiellen Brutto - Sekundärproduktion von 70,6 % an der partikulären Netto - Primärproduktion (zentrale Ostsee) erreicht. Wenn für die zentrale Ostsee und den Nordostatlantik zusätzlich die Wasserbereiche unterhalb der Deckschicht berücksichtigt werden, in denen gegenüber der mikrobiellen Sekundärproduktion autotrophe Prozesse zur Synthese von biogenem Material aufgrund der Lichtabhängigkeit nicht mehr möglich sind, so ergibt sich bedingt durch die vertikalen Distanzen eine Akkumulation des

mikrobiellen Brutto - Sekundärproduktionsanteils an der Netto - Primärproduktion von 87,3 (zentrale Ostsee) bzw. für eine Station im Nordostatlantik von 103,7 %.

Da die in der Tabelle 4.2 angeführten mikrobiellen Produktionsaktivitäten aufgrund des geringen Anteils metabolisch aktiver Bakterienzellen an der Gesamtbakterienzahl und -biomasse (dormante Zellstadien: Hoppe, 1978; Stevenson, 1978) und die angenommene Produktionseffizienz von 60 %, die bei einer bakteriellen Versorgung mit v. a. refraktärem Substrat durchaus niedriger liegen kann (z. B. Newell et al, 1981; Bell & Kuparinen, 1984; Newell, 1984), eher einen konservativen Charakter besitzen, sind Verschiebungen zu noch höheren mikrobiellen Produktionsanteilen denkbar. Im folgenden soll der Versuch einer Verifizierung der mikrobiellen und autotrophen Produktionsverhältnisse sowie die Herausarbeitung der Stellgrößen für die Aktivität und Kopplung der Bakterien mit anderen Organismengruppen und die hieraus resultierenden Effekte auf den Gesamtmetabolismus pelagialer Systeme unternommen werden.

Die in dieser Studie wie auch in anderen Untersuchungen (u. a. Sorokin, 1971 und 1973; Burney et al., 1981 und 1982; Sønnergaard et al., 1985; Scavia et al., 1986; Scavia & Laird, 1987; Karrasch & Hoppe, 1991) dokumentierten, hohen mikrobiellen Netto - und Brutto - Sekundärproduktionsraten ergeben einen Kohlenstoffbedarf, der z. T. die partikulären autotrophen Produktionsraten erreicht oder noch übertreffen kann. Selbst unter Berücksichtigung einer hohen Exsudationsrate (s. u.), die eine zusätzliche autotrophe Produktion gelöster organischer Verbindungen darstellt, ergibt sich durch die Primärproduktion keine ausreichende autochthone Versorgung der Bakterienproduktion sowie anderer im Nahrungsnetz eingebetteter Organismengruppen. Diese energetische Imbalance wurde v. a. für Pelagialsysteme, die nur geringen oder keinen advektiven allochthonen Einträgen unterliegen, beobachtet (zusammengefaßte Literatur bei Karrasch, 1988). Bezogen auf die Methodik implizieren diese Zusammenhänge eine Überschätzung der mikrobiellen Sekundärproduktionsraten und / oder eine Unterschätzung der Primärproduktionsraten oder aber die Möglichkeit, daß innerhalb des pelagischen Nahrungsnetzes ein mehrfaches 'cycling' des organischen Kohlenstoffes (s. u.) möglich ist.

Primärproduktionsbestimmungen über DOM - Release, Wachstumsraten des Phytoplanktons, Messung der ΣCO_2 - und O_2 - Konzentration sowie über Inkubationen von größeren Volumina ergaben, verglichen mit der ^{14}C - Methode, in oligotrophen Wasserbereichen eine um maximal 1 - 2 Größenordnungen höhere Primärproduktion (Thomas, 1971; Sheldon & Sutcliffe, 1978; Gieskes et al., 1979; Shulenberger & Reid, 1981; Gieskes & Kraay, 1984). Dagegen zeigten Vergleichsmessungen zwischen der ^{14}C - Methode und anderen Methoden, die Laws et al. (1984) und Bender et al. (1987) durchführten, keine oder nur eine geringe Unterschätzung der Primärproduktion. Die Mehrzahl der Veröffentlichungen deutet insgesamt auf eine Unterschätzung der mit der ^{14}C - Methode bestimmten Primärproduktionsraten zumindest für oligotrophe stratifizierte Pelagialsysteme hin. Die hierfür möglicherweise verantwortlichen Prozesse werden weiter unten diskutiert.

Auch die Bestimmung der mikrobiellen Sekundärproduktionsraten unterliegt, wie im Kapitel 4.1.3. bereits ausführlich dargelegt, einer Vielzahl von Unsicherheiten. Der für den Nordostatlantik aus Konversionsfaktorexperimenten ermittelte Konversionsfaktor für die Zellproduktion ($2,0 \cdot 10^{18}$ Zellen M^{-1} inkorporiertem [3H - Methyl] - Thymidin) bzw. der von Gocke verwendete Faktor für die Untersuchung 'RoKi 90' ($1,1 \cdot 10^{18}$ Zellen M^{-1} inkorporiertem [3H - Methyl] - Thymidin) liegt, abgeleitet von den pDNA - Messungen dieser Untersuchung, im mediären Bereich und bezogen auf die in der Literatur dokumentierten Faktoren im unteren Bereich (vergl. Kapitel 4.1.3.). Somit scheinen die für diese Studie als auch für eine Vielzahl anderer Untersuchungen (u. a. Fuhrman & Azam, 1980; Fuhrman & Azam, 1982; Bell et al., 1983; Riemann et al., 1987) verwendeten Konversionsfaktoren von $1,1 - 2,2 \cdot 10^{18}$ Zellen M^{-1} inkorporiertem [3H - Methyl] - Thymidin eher einen konservativen Charakter zu besitzen. Wurden von Autoren höhere Konversionsfaktoren für die Berechnung der bakteriellen Sekundärproduktion verwendet, so wurden diese experimentell ermittelt und ihr Einsatz dürfte für die entsprechenden physikochemischen und biologischen Bedingungen in den jeweiligen Untersuchungsgebieten berechtigt sein.

Auch für den Faktor zur Berechnung der Bakterienbiomasse und der bis heute nicht verifizierten Annahme, daß alle sich teilenden Bakterienzellen zur Aufnahme von [3H - Methyl] - Thymidin fähig sind, ergeben sich zusätzliche Fragestellungen, die eine Einschätzung der Genauigkeit dieser Methodik erschweren. Die von Thingstad (1987) analysierte Literatur über die Relationen der Sekundärproduktionsbestimmung mit [3H - Methyl] - Thymidin zu alternativen Bestimmungsmethoden deutet auf keine signifikante Überschätzung der Produktionswerte hin. Weitere Argumente, die eher eine Unterschätzung der realen mikrobiellen Sekundärproduktionsverhältnisse mittels der [3H - Methyl] - Thymidin - Methode unterstützen, faßten Riemann & Søndergaard (1984) und Riemann et al. (1984) zusammen.

Somit kann die Höhe der mikrobiellen Produktionsraten sowohl in dieser als auch in anderen Studien als durchaus realistisch eingestuft werden, was die Frage nach der trophischen Versorgung der Bakterien aufwirft, die zumindest unter Beachtung des Energiebedarfs weiterer Organismengruppen in einem scheinbaren Mißverhältnis zur bestimmten Netto - Primärproduktion stehen kann. Da prinzipiell eine direkte trophische Versorgung der Bakterien nur aus dem DOM - Pool erfolgen kann, wurde in früheren Arbeiten eine Versorgung der Bakterien v. a. aus den Exsudationen des Phytoplanktons vermutet (u. a. Larson & Hagstrøm, 1979; Wolter, 1982; Azam et al., 1983). Tatsächlich ergaben erste Messungen der Exsudationsraten einen Prozentsatz an der partikulären Primärproduktion von bis zu 80 % (Anderson & Zeutschel, 1970; Thomas, 1971; Foog, 1977; Lancelot, 1983; Wolter, 1982). In den letzten Jahren ist aufgrund der höheren Sensibilisierung gegenüber der Vielzahl der methodischen Fehlerquellen und der Anwendung neuerer Methoden ein Trend zu geringeren Exsudationsraten (< 15 %) zu beobachten (Lignell & Kuosa, 1988; Lignell, 1990). Aber auch die gegenüber den lichtabhängigen Exsudationsprozessen (Hellebrust, 1965; Thomas, 1971; Zlotnik & Dubinsky, 1989; Wood & Van Valen, 1990) im Tagesgang relativ gleichbleibenden mikrobiellen Sekundärproduktionsraten (diese und andere Studien; vergl. Kap. 4.4.) induzieren eine DOM - Versorgung der Bakterien entweder über tagesperiodisch alternierende DOM - Freisetzungsprozesse oder, was

wahrscheinlicher ist, über eine von den Exsudationsprozessen relativ **unabhängige** Versorgung.

Weitere beschriebene DOM - produzierende Prozesse stellen neben der bakteriellen extrazellulären Enzymaktivität (Hoppe, 1983) Exkretions- sowie 'Grazingaktivitäten' des Zooplanktons und Lysisvorgänge biogener Partikel und Zellen (Duursma, 1963; Sharp, 1977) dar. Eine hohe Produktion von DOM wurde v. a. für das Zooplankton beobachtet, die sowohl durch eine unvollständige Ingestion (= 'sloppy feeding') von Zellen (Lampert, 1978; Copping & Lorenzen, 1980; Jurmas et al., 1989) als auch durch DOM - Exkretionen (Webb & Johannes, 1967; Taylor et al., 1985) und über Kotballen (Jurmas et al., 1989) erreicht wird. Von den meisten Autoren wird eine DOM - Freisetzungsrate von $< 30\%$ des ingestierten Materials angegeben, während die Untersuchungen von Taylor et al. (1985) Raten von $3 - 88\%$ und Fenchel (1982) für einen Flagellaten von 48% ergeben. Jurmas et al. (1989) ermittelten anhand von Modellversuchen, daß das in 'fecal pellets' (Kotballen) enthaltene, gelöste Material innerhalb von 5 Minuten in Lösung gehen kann, und führen aufgrund weiterer theoretischer Überlegungen einen hohen Beitrag an der DOM - Produktion auf inkomplette Verdauungs- und Adsorptionvorgänge in Zooplanktondärmen und Nahrungsvakuolen der Protozoen zurück.

Da dem Protozooplankton, abgeleitet aus den hohen Grazing- und Remineralisierungsraten (Fenchel, 1982; Glibert, 1982; Goldman 1984 und 1985; Goldman & Caron, 1985), im Pelagial eine sehr große Bedeutung zukommt, ist ihnen vermutlich auch ein großer Anteil an der DOM - Produktion zuzuweisen. Insofern läßt sich v. a. von den Bakterien und dem autotrophen Ultraplankton - beide stellen die produktivste heterotrophe (Zusammenfassung bei Karrasch, 1988) bzw. autotrophe Komponente (Zusammenfassung bei Jochem, 1990) im Pelagial dar - neben dem Vorgang der Exsudation aufgrund der oben angeführten ineffizienten Grazing - und Inkorporationsprozesse ein hoher Beitrag am nicht refraktären DOM - Pool vermuten. Aus der Akzeptanz dieses Sachverhaltes resultieren besonders während 'steady state' - Bedingungen im Pelagial tiefgreifende Konsequenzen bezüglich des Material- und Energieflusses.

Ein vermutlich hoher Anteil der partikulären Netto - Primärproduktion wird intensiv vom Protozooplankton rekrutiert und entsprechend der jeweiligen Ingestions- und Respirationseffizienz dieser Organismen in DOM, CO_2 und Nährsalze überführt. Wahrscheinlich wird ein großer Teil des auf diese Weise freigesetzten DOM neben dem DOM aus Exsudations- und Lysisprozessen von den Bakterien inkorporiert und in partikuläre Biomasse und CO_2 transformiert. Der hohe 'turn over' des DOM - und POM - Pools innerhalb pelagialer Größenstrukturen bis zu ca. $100\ \mu\text{m}$ (Ducklow et al., 1986) und die damit verbundenen Respirationsverluste des organischen Kohlenstoffes ergeben v. a. bei langen Inkubationszeiten für die Bestimmung der Netto - Primärproduktion in 'steady state' Systemen (Deckschichtbereich tropischer und subtropischer Ozeanregionen sowie saisonal stratifizierte Wasserkörper) eine um den Betrag der Respiration und des durch die 'Grazingaktivität' entstandenen DOM unterschätzte Produktionsrate. Für die Messung der mikrobiellen Sekundärproduktion kann aufgrund der kurzen Inkubationszeiten (meist 1 - 3 Stunden) von einer deutlich geringeren Unterschätzung ausgegangen werden. Zudem fungiert das Tracer - Molekül [^3H - Methyl] - Thymidin innerhalb des Nahrungsnetzes für die Organismen vermutlich eher als zelluläres Strukturelement

denn als Energieträger, wodurch das Signal der mikrobiellen Sekundärproduktion auch in höheren Trophieebenen über längere Zeit erhalten bleiben könnte. Inwieweit der mit der ^{14}C - Methode bestimmte Term 'Primärproduktion' in der aquatischen Ökologie als Grundlage für auto- und heterotrophe Stoff- und Energieflüsse noch gelten kann, wird auch von Flynn (1988) unter Heranziehung weiterer Argumente (siehe Flynn, 1988) in Frage gestellt.

Eine weitere Konsequenz ergibt sich aus der Möglichkeit, daß der fixierte Kohlenstoff via 'DOM - Pathway' v. a. von den Bakterien mehrfach genutzt werden kann. In gewissem Umfang sind auch einige heterotrophe Flagellaten und Ciliaten zur direkten Aufnahme von DOM höheren Molekulargewichts befähigt (Sherr, 1988). Hieraus folgt, daß auf dem Level der heterotrophen Produktion durchaus eine höhere Produktivität als die der zusammengefaßten gelösten und partikulären Primärproduktion erreicht werden kann. Dieses widerspricht bei einer thermodynamischen Betrachtung scheinbar dem Energieerhaltungssatz (vergl. Kap. 4.5.). Da die energetischen Prozesse jedoch nur die Produktion und Respiration des organischen Kohlenstoffes betreffen, ist eine mehrfache Konsumierung aufgrund der uneffizienten Inkorporation des organischen Kohlenstoffes denkbar. Entsprechende stöchiometrische Berechnungen der trophischen Interaktionen (Scavia, 1988; Strayer, 1988) unter Zugrundelegung unterschiedlicher Produktions- und Ingestionseffizienzen der einzelnen trophischen Ebenen ergeben Recyclingraten des Kohlenstoffes um den Faktor 2,2 bis 3,6 über alle heterotrophen Komponenten, wobei ein hoher Anteil (ca. 50 %) auf die Produktivität der Bakterien entfällt. Diese theoretischen Betrachtungen setzen allerdings voraus, daß keine Limitierung weiterer, biologisch wichtiger Elemente (z. B. N und P) erfolgt und eine enge trophische Kopplung zwischen den beteiligten Organismengruppen besteht sowie keine zusätzlichen Kohlenstoffverluste aufgrund vertikaler oder horizontaler Transportprozesse auftreten. Ähnliche Betrachtungen von Ducklow (1991) ergeben einen maximal möglichen mikrobiellen Produktionsanteil an der Primärproduktion (bezogen auf Stickstoff) von 40 %, jedoch wurde in seinem holistischen Modell der Tatsache einer DOM - Produktion durch 'Grazingaktivitäten' keine große Bedeutung beigemessen.

Aus den Ergebnissen dieser und anderer Studien (zusammengefaßt bei: Joint, 1986; Stockner & Antia, 1986; Karrasch, 1988; Jochem, 1990) deutet sich eine Dominanz des Pikoplanktons in Warmwasserbereichen an, das in tropischen und subtropischen Systemen eine ganzjährige Präsenz aufweist und in höheren Breiten eine pelagische Sukzessionsphase im Jahresgang darstellt. Die für stratifizierte Oberflächenwassersysteme ökologische Funktionalität des Pikoplanktons ergibt sich aus den von hohen Temperaturen unterstützten, höheren Stoffwechselraten und kürzeren Generationszeiten (Karrasch, 1988) sowie den vernachlässigbaren Sedimentationsraten (Takahashi & Bienfang, 1983), so daß diese Prozesse insgesamt im Pelagial einen hohen Energiefluß bei niedrigen Verlusten von organischem Material (Sedimentation) ermöglichen. Wird der Gedanke reduktionistisch weitergeführt, so kann die Temperatur zur Ausbildung hydrophysikochemischer und biologischer Strukturen als wichtigste Stellgröße für den Metabolismus aquatischer Systeme angesehen werden.

Der Einfluß der Temperatur auf die thermische Stratifizierung der Wassersäule (Dietrich et al., 1975) wie

auch auf die Regulation physiologischer Prozesse ist durch die *Arrhenius - Gleichung* für Enzymreaktionen und die empirische *van - t' Hoff'sche Gleichung* (Q_{10} - Regel) für Stoffwechselraten hinlänglich bekannt. Eine Übereinstimmung der Q_{10} - Werte (2 - 3) wurde für die Wachstumsraten einzelliger Algen (Goldman & Carpenter, 1974), die Respiration von Zooplanktonorganismen (Ikeda, 1985) und das Bakterioplankton (Rheinheimer, 1980; Gocke, pers. Mitteilung) für den marinen Bereich beobachtet. Wird zusätzlich der umgekehrt logarithmischen Abhängigkeit der Stoffwechselrate vom Gewicht bzw. von der Organismusgröße Rechnung getragen (Fenchel, 1974; Schmidt - Nielsen, 1975), so ergibt sich bei einer Temperaturerhöhung aufgrund der höheren spezifischen Wachstumsraten des Pikoplanktons eine Verschiebung des Größenspektrums in den Bereich des Pikoplanktons (weitere Details finden sich bei Lenz, im Druck). Mit der Zunahme der Zellzahlen und der höheren Produktionsleistungen dieser Organismen steigt aufgrund des guten Volumen / Oberflächenverhältnisses dieser Organismen auch die biologische Oberfläche, was bedingt durch die Nährsalz- und Substratlimitierung in der Deckschicht stratifizierter Systeme einen Vorteil gegenüber größeren Zellen darstellt. So stellten Krempin et al. (1981) für kalifornische Küstengewässer gegenüber dem Phytoplankton eine um den Faktor 168 größere Oberfläche für Bakterien fest.

Anhand des vorgelegten semiquantitativen Modells soll der Effekt der Temperatur auf pelagische Strukturen im küstenfernen Bereich der gemäßigten Breiten diskutiert werden (Abb. 4.1). In Systemen mit einer niedrigen Temperatur ($< 15^{\circ}\text{C}$), die in den meisten Fällen aufgrund winterlicher Konvektionsvorgänge mit hohen Nährsalzkonzentrationen gekoppelt ist, können sich auch größere Phytoplanktonzellen entwickeln (Lenz, im Druck). Dieses gilt für subpolare Regionen während der Frühjahrs- und Herbstblütenereignisse ebenso wie für Auftriebsgebiete. Ein bedeutender Teil der in größeren Phytoplanktonzellen fixierten Primärproduktion kann somit direkt in das metazoische Nahrungsnetz inkorporiert werden ('metazoan control'), so daß von der Primärproduktion aufgrund der geringeren Anzahl der Trophieebenen und den gegenüber den protozoischen Organismengruppen geringeren Stoffwechselraten pro Biomasseinheit der metazoischen Organismen (Kleiber, 1961; Odum, 1983) ein größerer Anteil des Kohlenstoffes die Endglieder des Nahrungsnetzes (Fische) erreichen kann. Da größere, meist senescente oder tote Zellen sowie die vom metazoischen Zooplankton produzierten Fäzes ('fecal pellets'), Gallertgehäuse etc. einem erhöhten Sedimentationsdruck unterliegen, ergibt sich mit der temperaturinduzierten Stratifizierung der Wassersäule ein für diese planktische Phase irreversibler Export von biogenem Material und Nährsalzen in tiefere Wasserbereiche und eine Nährsalzverarmung (Oligotrophie) im Deckschichtbereich.

Einhergehend mit dem Temperaturanstieg verlagert sich der größte Teil des autotrophen Produktionspotentials auf die Größenklasse $< 2 \mu\text{m}$ (s. o.), wodurch größere Anteile der Primärproduktion vom Protozooplankton phagozytiert werden können ('protozoan control'). Parallel dazu erhöht sich aufgrund der für oligotrophe Warmwassersysteme beobachteten gesteigerten Exsudationsraten des Phytoplanktons (Zusammenfassung bei Karrasch, 1988; Reckermann, 1991) sowie durch die bereits oben angesprochenen höheren Stoffwechselraten und den damit induzierten Material- und Energieflüssen im 'microbial loop' in Kombination mit uneffizienten Grazing- und Inkorporationsprozessen die DOM - Produktion im System,

deren Rückführung in die partikuläre Phase über die Aktivität der Bakterien mediert wird. Aufgrund der gesteigerten Bedeutung des DOM - Pathway wird via des 'microbial loop' eine mehrfache Zirkulation des autotroph fixierten Kohlenstoffes ermöglicht (s. o.), was im Zusammenhang mit den temperaturbedingten höheren Material- und Energieflüssen besonders im protozoischen Nahrungsnetz in der Konsequenz zu einer hohen Retentions- und einer sich anschließenden hohen Respirationsrate für den Großteil der Primärproduktion innerhalb dieser pelagischen Strukturen führt ('energy sink'). Als weiterer Effekt der Kanalisierung des Großteils der autotroph gebildeten Biomasse durch die "vorgeschalteten" Trophieebenen des protozoischen Nahrungsnetzes ergibt sich nur ein geringer Material- und Energietransfer ins metazoische Nahrungsnetz, was neben der Eudominanz von Pikoplanktonzellen als zusätzliche ökologische "Strategie" zur Minimierung von Sedimentationsprozessen und der damit einhergehenden Nährsalzverarmung des Deckschichtbereiches durch eine verminderte Fäzes- und Zelltrümmerproduktion ('sloppy feeding') gewertet werden kann.

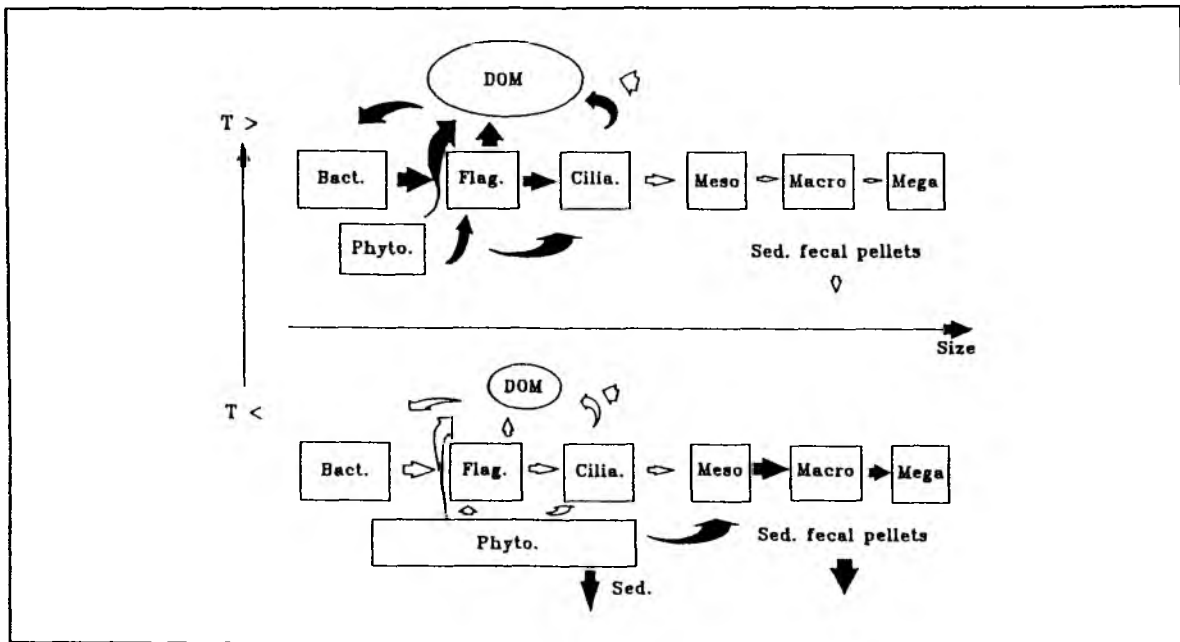


Abb. 4.1: Semiquantitatives Modell planktischer Nahrungsnetze in Abhängigkeit von der Temperatur. Die schwarzen Pfeile repräsentieren gegenüber den weißen Pfeilen einen schnelleren Material- und Energiefluß. Die Größe der Pfeile und DOM - Kompartimente (hier: nicht refraktärer Anteil am DOM) soll die relative Bedeutung der Flußraten bzw. der DOM - Kompartimente anzeigen, während die Größe der Kompartimente der einzelnen Organismengruppen (Bact. = Bakterien; Phyto. = Phytoplankton; Flag. = Flagellaten; Cilia. = Ciliaten; Meso = Mesozooplankton; Macro = Makrozooplankton; Mega = Megazooplankton) die realen Biomasseverhältnisse nicht berücksichtigt. Sed. = Sedimentation; Sed. fecal pellets = Sedimentation von 'fecal pellets' und weiteren Absonderungen (Gallerthüllen, Schleim etc.); T = Temperatur.

Die generelle Gültigkeit dieses Modells und die Übertragbarkeit auf arktische und antarktische Systeme, in denen die für die Effizienz des protozoischen Nahrungsnetzes wichtige Stabilisierung der Wassersäule zusätzlich indirekt durch die Temperatur über das Abtauen des Eises erfolgt (Coachman & Aagard, 1974) und biologische Adaptionen der Organismen an die geringen Wassertemperaturen denkbar sind, muß derzeit noch eingeschränkt werden. Untersuchungen von Gradinger (1989) weisen jedoch auch für polare Gewässer

(Grönlandsee) auf eine große Bedeutung des Piko- und Nanoplanktons während der Sommerphase sowie im Herbst / Winter hin.

Somit scheint die Ausbildung pelagialer Strukturen und die Steuerung der Stoff- und Energieflüsse im Pelagial in hohem Maße von der Temperatur abhängig zu sein. Im Oberflächenbereich aquatischer Systeme stellen die Primärproduktion und die sich davon direkt (Exsudate, Phytoplanktonzellysis) und indirekt (v. a. DOM - Produktion aus uneffizienten POC - Umsatzprozessen) abzuleitende mikrobielle Sekundärproduktion die Ausgangsgrößen für die biologisch medierten Stoff- und Energieflüsse. Der Konvertierung des DOM durch die Bakterien zu POM kommt in diesem Zusammenhang eine besondere Bedeutung zu, da in erster Linie nur Bakterien DOM als Energiequelle effizient nutzen können und somit dem System über ihre Biomasseproduktion wieder zur Verfügung stellen.

In Kaltwassersystemen mit hohen Nährsalzkonzentrationen kann entsprechend des vorgeschlagenen semiquantitativen Modells für die pelagische Organisation und produktionsrelevanten Prozesse eher das Prinzip der klassischen Nahrungskette angenommen werden (Lenz, im Druck), in dem der Bakterienaktivität und dem 'microbial loop' nur eine untergeordnete Rolle zugewiesen werden kann. Mit einer zunehmenden temperaturinduzierten Stratifizierung der Wassersäule und der damit verbundenen Verarmung von Nährsalzen im Deckschichtbereich basieren die autotrophen Produktionsraten ('regenerierte Produktion') immer mehr auf der Remineralisationsleistung innerhalb des protozoischen Nahrungsnetzes. Diese ist in erster Linie auf die Produktivität der Bakterien und des autotrophen Pikoplanktons sowie auf die Respirationsaktivität v. a. des Protozooplanktons zurückzuführen. Weisse (1991) beobachtete die Allgemeingültigkeit dieser Prozesse für marine, Brackwasser - und limnische Ökosysteme.

Im Meso- und Bathypelagial ergeben sich aufgrund der niedrigen Temperaturen und des geringen sowie refraktären Substratangebotes nur geringe bakterielle Produktionsraten. Da v. a. für refraktäres Detritusmaterial, aus dem sich in erster Linie die DOM - Versorgung der Bakterien in diesen Wasserbereichen ableitet (Byung & Azam, 1988; Hoppe et al., in Vorbereitung), sehr hohe mikrobielle Respirationskoeffizienten ermittelt wurden (bis 94 %: Newell et al., 1981; Griffiths et al., 1984; Newell, 1984), läßt sich für den meso- und bathypelagialen 'microbial loop' eine Verschiebung der Remineralisationsleistung hin zum Bakterioplankton vermuten. Somit kommt den Bakterien im Oberflächenbereich der Ozeane eher eine funktionale Bedeutung in der Rückführung von für andere Organismengruppen nicht mehr effizient zu verwertendem DOM zu, während im Meso- und Bathypelagial die Remineralisierung von Nährsalzen über Fragmentierungsprozesse (Byung & Azam, 1988) und mikrobielle extrazelluläre Enzymaktivität (Hoppe et al., in Vorbereitung) des sedimentierenden POM vermutlich in einem hohen Maße durch die hohen Respirationskoeffizienten von Bakterien selbst erfolgt.

Die sich verändernde Bedeutung des 'microbial loop' in unterschiedlichen pelagischen Phasen im Oberflächenbereich der Wassersäule besitzt weitreichende Konsequenzen für den biologischen

Gesamtmetabolismus der Ozeane. Je größer die Bedeutung und Aktivität des 'microbial loop' anzusetzen ist, um so mehr organischer Kohlenstoff wird innerhalb dieser Trophieebenen respiriert ('energy sink': Pomeroy, 1984; Ducklow, 1991). Als Folge dieser Prozesse erreicht nur noch ein geringer Anteil der Primärproduktion höhere trophische Ebenen (Meso-, Makrozooplankton, Fische) und steht für die Versorgung der unteren Wasserschichten und des Benthals über Sedimentation zur Verfügung. Unter dem Aspekt der globalen Erwärmung scheint eine genauere Kenntnis über die Rolle und Struktur planktischer Nahrungsnetze und ihre Kontrolle des Kohlenstoffflusses sowie der mit ihm assoziierten Elemente in den Ozeanen von größter Wichtigkeit zu sein.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Ziel der Arbeit war die Analyse der Struktur und dynamischen Prozesse in unterschiedlichen marinen Pelagialsystemen. Im Vordergrund des Interesses standen dabei die Relationen der Abundanz und Biomasse der Bakterien zu anderen pelagischen Komponenten und die durch Bakterien vermittelten Stoff- und Energieflüsse. Darüber hinaus sollte durch die Optimierung der kürzlich entwickelten Methode zur Messung der partikulären DNA - Konzentration (pDNA) im Meer (Paul & Myers, 1982) und die Einarbeitung der Ergebnisse in diese Studie Aufschluß über die Beziehungen des pDNA - Gehaltes zur Bakterienabundanz und zu pelagialen Größenstrukturen erlangt werden. Teilaspekte dieser Studie befaßten sich mit der saisonalen Entwicklung pelagialer Strukturen, den mikrobiologischen Prozessen innerhalb stratifizierter Wasserkörper, der 'bottom up' - Kontrolle, der Tagesrhythmik biologischer Prozesse sowie dem Einfluß hydrographischer Strukturen (Eddies) auf auto- und heterotrophe Komponenten des Pelagials.

Im Frühjahr und Sommer 1989 wurden zwei Untersuchungsgebiete im Nordostatlantik (47°N, 20°W; 57°N, 20°W) beprobt. Weitere Untersuchungen erfolgten in der Kieler Bucht und Kieler Förde vom späten Frühjahr bis zum Sommer 1990, in der zentralen Ostsee während der Sommerzeit 1990 und im Zingster Strom und in den Wassereinschlüssen im Bereich des Darß - Zingster Boddengebietes ebenfalls im Sommer 1990. Für die Untersuchungen wurden physikalische (Temperatur, Salzgehalt und Licht), chemische (Nährsalze), mikrobiologische (Abundanz und Biomasse der Bakterien, Pikocyanobakterien, autotrophen Pikoflagellaten, heterotrophen Nanoflagellaten sowie pDNA - Gehalt und mikrobielle Sekundärproduktion) und planktologische (POC, PON, Chlorpyll *a*, Phytoplanktonbiomasse, Zooplanktonbiomasse und *in situ* Primärproduktion) Meßreihen, die z. T. von Kollegen bestimmt wurden, durchgeführt.

Der Übergang von der Frühjahrs- zur Sommersituation in der Kieler Bucht und Kieler Förde war neben einer sich ändernden Artenzusammensetzung des Phytoplanktons auch durch eine Sukzession der ökologischen Strukturen gekennzeichnet. V. a. die sowohl absolut als auch relativ zum Gesamt - POC - Gehalt gesteigerte Abundanz, Biomasse und Produktivität der Bakterien deuteten die Umstellung des Systems von 'neuer' auf überwiegend 'regenerierte Primärproduktion' an.

Die sommerliche Situation in der zentralen Ostsee zeichnete sich durch eine starke thermische Stratifizierung und eine fast ausschließlich auf den Bereich der Deckschicht beschränkte Produktion aus. Für diesen Wasserkörper wurde ein sehr hoher Kohlenstofffluß durch die Bakterien (70,6 % der partikulären Netto - Primärproduktion) bestimmt, so daß der bakteriellen Produktivität eine große Bedeutung für die zusätzliche Kohlenstoffversorgung des Nahrungsnetzes zukam. In der für die Ostsee typischen Winterwasser- und salzreichen Tiefenwasserzone wurden nur noch geringe Abundanzen und mikrobielle Sekundärproduktionsraten festgestellt, wenn auch durch die Sedimentnähe und Denitrifikationszone im

Tiefenwasserbereich ein erneuter Anstieg der mikrobiellen Variablen vorzufinden war.

Die in Zingst durchgeführten Experimente in einem künstlich eutrophierten und einem Kontrollwassereinschluß sowie im Zingster Strom wiesen keine tagesrhythmischen Veränderungen der Abundanz, Biomasse und Aktivität der Bakterien und weiterer heterotropher und autotropher Biomassevariablen auf. Der durch die Nährsalzzugaben verursachte 'bottom up' - Effekt manifestierte sich primär in einer deutlich gesteigerten autotrophen Biomasse und Produktivität, während für die Biomasse der heterotrophen Komponenten ein geringerer Anstieg ermittelt wurde.

Die pelagischen Strukturen im Nordostatlantik während des 2. Fahrtabschnittes der FS 'Meteor' - Reise Nr. 10 (Frühjahr 89) wiesen eine große Abhängigkeit von den vorgefundenen divergenten und konvergenten hydrographischen Bedingungen auf. So ließ sich eine deutlich höhere Phytoplanktonbiomasse und -aktivität sowie eine geringe Piko- und Nanoplanktonkonzentration während des 3. Driftexperimentes (47°N, 20°W) in der divergenten (Auftrieb) Wassersäule feststellen, wohingegen eine geringere Phytoplanktonbiomasse und -aktivität für die antizyklonale Phase des gleichen Driftexperimentes wie auch für die nördliche Untersuchungsregion (57°N, 20°W) zu verzeichnen war und die absoluten und relativen Anteile des Piko- und Nanoplanktons anstiegen. Auf dem 4. Fahrtabschnitt der FS 'Meteor' - Reise Nr. 10 (Sommer 89) konnten für die mikrobiologischen Variablen (eine Messung planktologischer Variablen wurde nicht durchgeführt) nur geringfügige Erhöhungen der Abundanz, Biomasse und mikrobiellen Aktivität im Deckschichtbereich festgestellt werden.

Insgesamt konnte bis auf die pDNA - Messungen, die während der Experimente in Zingst durchgeführt wurden, für alle anderen pDNA - Untersuchungen ein hoher Korrelationsgrad sowohl zur Abundanz als auch zur Aktivität der Bakterien ermittelt werden. Fraktionierungsexperimente ergaben, daß der größte Teil des pDNA - Gehaltes der von Bakterien dominierten Fraktion $\geq 0,2 - < 1 \mu\text{m}$ zuzuordnen ist (61,5 - 83,9 %). Insgesamt konnte in den unterschiedlichen Untersuchungsregionen für Bakterien ein mittlerer DNA - Gehalt von 4,5 - 10,7 fg DNA Bakterienzelle⁻¹ ermittelt werden, was mit den in der jüngsten Literatur dokumentierten Werten gut übereinstimmt. Zusätzlich ließ sich aus den pDNA - Messungen der mögliche Variationsbereich des Konversionsfaktors für die mikrobielle Zellproduktion mit $0,5 - 3,2 \cdot 10^{18}$ Zellen M⁻¹ inkorporiertem [³H - Methyl] - Thymidin ableiten.

Der oligo- bis eutrophe Charakter der einzelnen Untersuchungsgebiete drückte sich im unterschiedlichen Gesamt - POC - Gehalt und in der Biomassekonzentration der einzelnen pelagischen Strukturen aus. Für die relativen Anteile der untersuchten pelagischen Komponenten am Gesamt - POC - Gehalt ergaben sich jedoch nur geringfügige Unterschiede. Bis auf zwei Ausnahmen konnte die Fraktion 'Detritus / Zooplankton', die sich bis auf wenige Prozentpunkte aus Detrituskohlenstoff zusammensetzte, mit 52 - 86 % als Hauptkomponente

des POC - Pools identifiziert werden. Die Biomasse des Nano- und Mikrophytoplanktons stellte den größten Teil des lebenden POC - Gehaltes und wies besonders saisonal eine große Variabilität auf. Für die erfaßten heterotrophen Organismengruppen (Bakterien, heterotrophe Nanoflagellaten) konnte sowohl absolut als auch relativ eine Biomassedominanz der Bakterien ermittelt werden.

Die z. T. sehr hohen mikrobiellen Sekundärproduktionsraten weisen auf eine große Bedeutung der Bakterien im Stoff- und Energiefluß pelagialer Systeme hin. Eine Gegenüberstellung der integrierten bakteriellen und autotrophen Produktionsraten ergab in einigen Fällen bezogen auf die partikuläre Netto - Primärproduktion sehr hohe mikrobielle Produktionsanteile im Deckschichtbereich (bis 70,6 %, zentrale Ostsee) und integriert über große vertikale Distanzen (500 m) im Nordostatlantik einmalig von über 100 %. Eine Abschätzung der Validität beider Produktionsbestimmungsmethoden sowie eine neue trophische Definition, die durchaus gegenüber der autotrophen Produktion eine höhere heterotrophe Produktion ermöglicht, werden ausführlich angesprochen.

Der Einfluß der Temperatur auf physikalische und biologische Prozesse im Pelagial zeichnet sich deutlich in diesen Untersuchungen ab. Aufgrund theoretischer Betrachtungen und eines vorgeschlagenen semiquantitativen Modells hinsichtlich der Wirkung der Temperatur auf biologische Prozesse konnte die Temperatur als dominante Stellgröße für die Ausbildung pelagialer Strukturen identifiziert werden, ein Sachverhalt, der unter dem Aspekt der globalen Erwärmung eine große Bedeutung gewinnt.

Zitierte Literatur

- AARDEMA, B. W., M. G. LORENZ & W. E. KRUMBEIN (1983). Protection of sediment - adsorbed transforming DNA against enzymatic inactivation. *Appl. Environ. Microbiol.* 46: p. 417 - 420.
- ALLDREGE, A. L., J. J. COLE & D. A. CARON (1986). Production of heterotrophic bacteria inhabiting macroscopic organic aggregates (marine snow) from surface waters. *Limnol. Oceanogr.* 31: p. 68 - 78.
- ANDERSON, A., U. LARSON & A. HAGSTRÖM (1986). Size - selective grazing by a microflagellate on pelagic bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33: p. 51 - 57.
- ANDERSON, G. C. & R. P. ZEUTSCHEL (1970). Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the Northeast Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 15: p. 402 - 407.
- ANGEL, M. V. & M. J. R. FASHAM (1983). Eddies in biological processes. In: Robinson, A. R. (ed.). Eddies in marine science. Springer Verlag, Berlin. p. 492 - 524.
- ANTIA, N. J., C. D. McALLISTER, T. R. PARSONS, K. STEPHENS & J. D. H. STRICKLAND (1963). Further measurements of primary production using a large - volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.* 8: p. 166 - 183.
- AZAM, F. & J. A. FUHRMAN (1984). Measurement of bacterioplankton growth in the sea and its regulation by environmental conditions. In: Hobbie, J. E. & P. J. LeB. Williams (eds.). Heterotrophic activity in the sea. Plenum Press. N. Y. p. 179 - 196.
- AZAM, F., T. FENCHEL, J. G. FIELD, J. S. GRAY, L. A. MEYER - REIL & F. THINGSTAD (1983). The ecological role of water - column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: p. 257 - 263.
- BAK, A. L., C. CHRISTIANSEN & A. STENDERUP (1970). Bacterial genome sizes determined by DNA renaturation studies. *J. Gen. Microbiol.* 64: p. 377 - 380.
- BANSE, K. (1977). Determining the carbon to chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Mar. Biol.* 41: p. 19 - 212.
- BECKMANN, W., A. AURAS & C. HEMLEBEN (1987). Cyclonic cold - core eddy in the eastern North Atlantic. III. Zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39: p. 165 - 173.
- BELL, R. T., G. M. AHLGREN & I. AHLGREN (1983). Estimating bacterioplankton production by measuring [^3H] - thymidine incorporation in a eutrophic Swedish lake. *Appl. Environ. Microbiol.* 45: p. 1709 - 1721.
- BELL, R. T. & J. KUPARINEN (1984). Assessing phytoplankton and bacterioplankton production during early spring in Lake Erken, Sweden. *Appl. Environ. Microbiol.* 48: p. 1221 - 1230.
- BENDER, M., K. GRANDE, K. JOHNSON, J. MARRA, P. J. LeB. WILLIAMS, J. SIEBURTH, M. PILSON, C. LANGDON, G. HITCHCOCK, J. ONCHARDO, C. HUNT, P. DONAGHAY & K. HEINEMANN (1987). A comparison of four methods for determining planktonic community production. *Limnol. Oceanogr.* 32: p. 1089 - 1098.

- BERGH, O., K. Y. BØRSHEIM, G. BRATBAK & M. HELDAL (1989). High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature* 340: p. 467 - 468.
- BILLEN, G. & A. FONTIGNY (1987). Dynamic of a *Phaeocystis* - dominated spring bloom in Belgian coastal waters. II. Bacterioplankton dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37: p. 249 - 257.
- BJOERNSEN, P. K. (1986). Automatic determination of bacterioplankton biomass by image analysis. *Appl. Environ. Microbiol.* 51: p. 1199 - 1204.
- BLANCHOT, J., L. CHARPY & R. Le BORGNE (1989). Size composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago). *Mar. Biol.* 102: p. 329 - 339.
- BODUNGEN, B. v. (1975). Der Jahresgang der Nährsalze und der Jahresproduktion des Planktons in der Kieler Bucht unter Berücksichtigung der Hydrographie. Diss. Univ. Kiel. 116 pp..
- BODUNGEN, B. v. (1986). Annual cycles of nutrients in a shallow inshore area, Kiel Bight - Variability and trends. *Ophelia* 26: p. 91 - 107.
- BØRSHEIM, K. Y. & G. BRATBAK (1987). Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacteriovirus *Monas sp.* enriched from seawater. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36: p. 171 - 175.
- BONEY, A. D. (1970). Scale - bearing phytoflagellates: an interim review. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 8: p. 215 - 305.
- BOOTH, B. C. (1987). The use of autofluorescence for analysing oceanic phytoplankton communities. *Bot. Mar.* 33: p. 101 - 108.
- BOWDEN, W. B. (1977). Comparison of two direct - count techniques for enumerating aquatic bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 33: p. 1229 - 1232.
- BRATBAK, G. (1985). Bacterial biovolume and biomass estimations. *Appl. Environ. Microbiol.* 33: p. 1229 - 1232.
- BRATBAK, G., M. HELDAL, S. NORLAND & T. F. THINGSTAD (1990). Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics. *Appl. Environ. Microbiol.* 56: p. 1400 - 1405.
- BRETER, J., B. KURELEC, W. G. MULLER & R. K. ZAHN (1977). Thymine content of seawater as a measure of biosynthetic potential. *Mar. Biol.* 40: p. 1 - 8.
- BRETTAR, I. (1991). Denitrifikation in der Wassersäule der zentralen Ostsee. Regulationsfaktoren und mikrobiologische Aspekte. *Ber. Inst. Meereskunde Kiel.* 208: 145 pp..
- BRUNK, C. F., K. C. JONES & T. W. JAMES (1979). Assay for nanogram quantities of DNA in cellular homogenates. *Anal. Biochem.* 92: p. 497 - 500.
- BURNEY, C. M., K. M. JOHNSON, D. M. LAVOIE & J. McN. SIEBUTRH (1979). Dissolved carbohydrate and microbial ATP in the north Atlantic: Considerations and interactions. *Deep Sea Res.* 26: p. 1267 - 1290.

- BURNEY, C. M., P. G. DAVIS, K. M. JOHNSON & J. McN. SIEBURTH (1981). Dependence of dissolved carbohydrate concentration upon the populations of nanoplankton and bacterioplankton in the western Sargasso Sea. *Mar. Biol.* 65: p. 289 - 296.
- BURTON, K. (1968). Determination of DNA concentration by diphenylamine. *Methods Enzymol.* 12B: p. 163 - 166.
- BYUNG, C. C. & F. AZAM (1988). Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature* 332: p. 441 - 443.
- CALOW, P. (1977). Conversion efficiencies in heterotrophic organisms. *Biol. Rev.* 52: p. 385 - 409.
- CAMERON, W. M. & D. W. PRITCHARD (1963). Estuaries. In: Hill, M. N. (ed.). The Sea. Vol. II. New York - London: Interscience Publ. p. 306 - 324.
- CAMPBELL, L. & E. J. CARPENTER (1986). Estimating the grazing pressure of the heterotrophic nanoplankton on *Synechococcus* spp. using the sea water dilution and selective inhibitor techniques. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33: p. 121 - 129.
- CAPBLANCQ, J. (1990). Nutrient dynamics and pelagic food web interactions in oligotrophic and eutrophic environments: An overview. *Hydrobiologia* 207: p. 1 - 14.
- CEASARONE, C. F., C. BOLOGNESI & L. SANTI (1979). Improved micro - fluorometric DNA determination in biological material using 33258 Hoechst. *Anal. Biochem.* 100: p. 188 - 197.
- COACHMAN, L. K. & K. AAGARD (1974). Physical oceanography of arctic and subarctic seas. In: Herman, Y. (ed.). Marine geology and oceanography of the arctic seas. Springer, New York. p. 1 - 72.
- COFFIN, R. B. (1989). Bacterial uptake of dissolved free and combined amino acids in estuarine waters. *Limnol. Oceanogr.* 34: p. 531 - 542.
- COLE, J. J. & L. STRAYER (1982). Photosynthetically produced dissolved organic carbon: An important source of planktonic bacteria. *Limnol. Oceanogr.* 27: p. 1080 - 1090.
- COLE, J. J., G. E. LIKENS & J. E. Hobbie (1984). Decomposition of planktonic algae in an oligotrophic lake. *Oikos* 42: p. 257 - 266.
- COLE, J. J., S. FINDLAY & M. L. PACE (1988). Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: A cross - system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 43: p. 1 - 10.
- COMINGS, D. W. (1975). Mechanisms of chromosome banding VIII. Hoechst 33258 interaction. *Chromosoma* 52: p. 229 - 243.
- COPPING, A. E. & C. J. LORENZEN (1980). Carbon budget of a marine phytoplankton - herbivore system with carbon - 14 as a tracer. *Limnol. Oceanogr.* 25: p. 873 - 882.
- CRAWFORD, C. C., J. E. Hobbie & K. L. WEBB (1974). The utilization of dissolved free amino acids by estuarine microorganisms. *Ecology* 55: p. 551 - 563.

- CUHEL, R. & J. B. WATERBURY (1984). Biochemical composition and short term nutrient incorporation patterns in a unicellular marine cyanobacterium, *Synechococcus* (WH 7803). *Limnol. Oceanogr.* 29: p. 370 - 374.
- DALBOW, D. G. & B. M. BARTUSKA (1979). Modification of the quantitative DNA assay using adriamycin. *Anal. Biochem.* 95: p. 559 - 562.
- DAVIS, P. G. & J. McN. SIEBURTH (1984). Estuarine and oceanic microflagellate predation on actively growing bacteria: Estimation by frequency of dividing - divided bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: p. 237 - 246.
- DAWSON, R. & R. G. PRITCHARD (1978). The determination of α - amino acids in seawater using a fluorimetric analyser. *Mar. Chem.* 6: p. 27 - 40.
- DECKERS, M. (1991). Artenzusammensetzung, Biomasse und Sedimentation des Phytoplanktons von zwei Driftexperimenten im Nordostatlantik im Mai / Juni 1989. Dipl. Arb. - Universität Kiel. 100 pp..
- DeDEKEN - GRENSON, M. & R. H. DeDEKEN (1959). Elimination of substances interfering with nucleic acids estimation. *Biochem. Biophys. Acta.* 31: p. 195 - 207.
- DeFLAUN, M. F., J. H. PAUL & D. DAVIS (1986). Simplified method for dissolved DNA determination in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.* 52: p. 654 - 659.
- DeFLAUN, M. F., J. H. PAUL & D. DAVIS (1987). Distribution and molecular weight of dissolved DNA in subtropical estuarine and oceanic environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38: p. 65 - 73.
- DEGENS, E. T. (1970). Molecular nature of nitrogenous compounds in seawater and recent marine sediments. In: Hood, D. W. (ed.). Organic matter in natural waters. College Alaska: Institute of Marine Science. University of Alaska. p. 77 - 106.
- DERENBACH, J. B. & P. J. LeB. WILLIAMS (1974). Autotrophic and bacterial production: Fractionation of plankton populations by differential filtration of samples from the English Channel. *Mar. Biol.* 25: p. 263 - 269.
- DIETRICH, G. & F. SCHOTT (1974). Wasserhaushalt und Strömungen. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer [eds.]: Meereskunde der Ostsee. Springer - Verlag Berlin, Heidelberg, New York. p. 33 - 41.
- DIETRICH, G., K. KALLE, W. KRAUSS & G. SIEDLER (1975). Allgemeine Meereskunde. Eine Einführung in die Ozeanographie. Borntraeger Berlin, Stuttgart. 593 pp..
- DIETRICH, G. & R. KÖSTER (1974). Bodengestaltung und Bodenbedeckung. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer [eds.]: Meereskunde der Ostsee. Springer - Verlag Berlin, Heidelberg, New York. p. 11 - 18.
- DORTCH, Q., T.L. ROBERTS, J.R. CLAYTON Jr, & S.I. AHMED (1983). RNA / DNA ratios and DNA concentrations as indicators of growth rate and biomass in planktonic marine organisms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 13: p. 61 - 71.

- DOUGLAS, D. J., J. A. Novitsky & R. O. FOURNIER (1987). Microautoradiography - based enumeration of bacteria with estimates of thymidine - specific growth and production rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36: p. 91 - 99.
- DREBES, G. (1974). *Marines Phytoplankton*. G. - Thieme Verlag, Stuttgart. 182 pp..
- DUCKLOW, H. W. (1991). The passage of carbon through microbial foodwebs: results from flow network models. *Mar. Microbiol. Food Webs* 5: p. 129 - 144.
- DUCKLOW, H. W., D. A. PURDIE, P. J. LeB. WILLIAMS & J. M. DAVIES (1986). Bacterioplankton: A sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science* 232: p. 865 - 867.
- DUCKLOW, H. W. & S. M. HILL (1985). Tritiated thymidine incorporation and the growth of heterotrophic bacteria in warm core rings. *Limnol. Oceanogr.* 30: p. 260 - 272.
- DUGDALE, R. C. & J. J. GOERING (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 12: p. 196 - 206.
- DUURSMA, E. K. (1963). The production of dissolved organic matter in the sea, as related to the primary gross production of organic matter. *Neth. J. Sea Res.* 2: p. 85 - 94.
- EDLER, H. (1979). Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll. *The Baltic Marine Biologists Publ.* 5: 38 pp..
- ELSER, J. J., M. M. ELSE & S. R. CARPENTER (1986). Size fractionation of algal chlorophyll, carbon fixation and phosphatase activity: relationships with species - specific size distribution and zooplankton community structure. *J. Plankton Res.* 8: p. 365 - 383.
- EMERY, W. J. & J. MEINCKE (1986). Global water masses: summary and review. *Oceanol. Acta* 9: p. 388 - 391.
- ESAIAS, W.E., G.C. FELDMANN, C.R. McCLAIN & J.A. ELROD (1986). Monthly satellite derived phytoplankton pigment distribution for the North Atlantic basin. *EOS* 64: p. 835 - 877.
- FAGANELI, J., M. GACIC, A. MALEJ & N. SMODLAKA (1989). Pelagic organic matter in the Adriatic Sea in relation to winter hydrographic conditions. *J. of Plankt. Res.* 11: p. 1129 - 1141.
- FALKOWSKI, P.G. & T.G. OWENS (1982). A technique for estimating phytoplankton division rates by using a DNA - binding fluorescent dye. *Limnol. Oceanogr.* 27: p. 776 - 782.
- FENCHEL, T. (1974). Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. *Oecologia (Berlin)* 14: p. 317 - 326.
- FENCHEL, T. (1982). Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Bioenergetic and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9: p. 35 - 42.
- FERGUSON, R. L. & P. RUBLEE (1976). Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton. *Limnol. Oceanogr.* 21: p. 141 - 145.

- FLYNN, K. J. (1988). The concept of "primary production" in aquatic ecology. *Limnol. Oceanogr.* 33: p. 1215 - 1216.
- FOOG, G. E. (1977). Excretion of organic matter by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 22: p. 576 - 577.
- FOGG, G. E. (1986). Light and ultraplankton. *Nature* 319: p. 96.
- FUHRMAN, J. A. (1981). Influence of the method on the apparent size distribution of bacterioplankton cells: Epifluorescence microscopy compared to scanning electron microscopy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5: p. 103 - 106.
- FUHRMAN, J.A. & F. AZAM (1980). Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica, and California. *Appl. Environ. Microbiol.* 39: p. 1085-1095.
- FUHRMAN, J.A. & F. AZAM (1982). Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: Evaluation and field results. *Mar. Biol.*, 66: p. 109-120.
- GALVAO, H. M. (1984). Nanoplankton dynamics in a salt marsh - mudflat ecosystem. MSc. Thesis. College of William and Mary, Virginia U.S.A.
- GALVAO, H. M. (1990). The role of nanoflagellates in the food web of a brackish water environment (Western Baltic). Diss. Univ. Kiel. 95 pp..
- GAST, V. (1983). Untersuchungen über die Bedeutung der Bakterien als Nahrungsquelle für das Mikrozooplankton der Schlei und der Ostsee unter besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. Diss. Univ. Kiel. 159 pp..
- GAST, V. & K. GÖCKE (1988). Vertical distribution of number, biomass and size - class spectrum of bacteria in relation to oxic / anoxic conditions in the Central Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45: p. 179 - 186.
- GIESKES, W. W., G. W. KRAAY & M. A. BAARS (1979). Current ^{14}C - methods for measuring primary production: gross underestimates in oceanic waters. *Neth. J. Sea Res.* 13: p. 58 - 65.
- GIESKES, W. W. & G. W. KRAAY (1984). State - of - the - art in the measurement of primary production. In: Fasham, M. J. R. (ed.). Flows of energy and materials in marine Ecosystems. Nato Conference Series IV. Mar. Science 13: p. 171 - 190.
- GIESKES, H. & K. GRAßHOFF (1969). A study of the variability in the hydrochemical factors in the Baltic Sea on the basis of two anchor stations September 1967 and May 1968. *Kieler Meeresforsch.* 25: p. 105 - 132.
- GLIBERT, P. M. (1982). Regional studies of daily, seasonal and size fraction variability in ammonium remineralisation. *Mar. Biol.* 70: p. 209 - 222.
- GLIBERT, P. M., T. M. KANA, R. J. OLSON, D. L. KIRCHMAN & R. S. ALBERTE (1986). Clonal comparisons of growth and photosynthetic responses to nitrogen availability in marine *Synechococcus* spp.. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 101: p. 199 - 208.

- GLOVER, H. E., B. B. PRÉZELIN, L. CAMPELL, M. WYMAN & C. GARSIDE (1988). A nitrate - dependent *Synechococcus* bloom in surface Sargasso Sea water. *Nature* 331: p. 161 - 163.
- GLOVER, H. E., D. A. PHINNEY & C. S. YENTSCH (1985). Photosynthetic characteristics of picoplankton compared with those of larger phytoplankton populations in various water masses in the Gulf of Main. *Biol. Oceanogr.* 3: p. 223 - 248.
- GOCKE, K. (1975). Studies on short - term variations of heterotrophic activity in the Kiel Fjord. *Mar. Biol.* 33: p. 39 - 55.
- GOCKE, K. (1977). Comparison of methods for determining the turnover times of dissolved organic compounds. *Mar. Biol.* 42: p. 131 - 141.
- GOCKE, K. & H. -G. HOPPE (1982). Regionalverteilung der Bakterienzahl und -aktivität in der mittleren Ostsee. *Botanica Mar.* 25: p. 381 - 389.
- GOCKE, K. & G. RHEINHEIMER (1991). Influence of eutrophication on Bacteria in two fjords of the Western Baltic. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76: p. 371 - 385.
- GOCKE, K., K. KREMLING, C. OSTERROTH & A. WENK (1987). Short - term fluctuations of microbial and chemical variables during different seasons in coastal Baltic waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40: p. 137 - 144.
- GOERING, J. J. & J. D. CLINE (1970). A note on denitrification in sea water. *Limnol. Oceanogr.* 15: p. 306 - 309.
- GOLDMAN, J. C. (1984). Oceanic nutrient cycles. In: Fasham, M. J. (ed.). Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice. Plenum Press, New York. p. 137 - 170.
- GOLDMAN, J. C. & D. A. CARON (1985). Experimental studies on an omnivorous microflagellate: implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain. *Deep Sea Res.* 32: p. 899 - 915.
- GOLDMAN, J. C., D. A. CARON, O. K. ANDERSEN & M. R. DENNETT (1985). Nutrient cycling in a microflagellate food chain: I. Nitrogen dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 24: p. 231 - 242.
- GOLDMAN, J. C. & E. J. CARPENTER (1974). A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. *Limnol. Oceanogr.* 19: p. 756 - 766.
- GOLDMAN, J. C. & M. R. DENNETT (1985). Susceptibility of some marine phytoplankton species to cell breakage during filtration and post - filtration rinsing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 86: p. 47 - 58.
- GRADINGER, R. (1989). Zur Bedeutung des Pico- und Nanoplanktons in polaren Regionen am Beispiel der Grönländischen See. Diss., Universität Kiel. 162 pp..
- GRABHOFF, K. (1974). Chemische Verhältnisse und ihre Veränderlichkeit. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer [eds.]: Meereskunde der Ostsee. Springer - Verlag Berlin, Heidelberg, New York. p. 85 - 101.

- GRABHOFF, K., M. EHRHARDT & K. KREMLING (1983). *Methods of Seawater Analysis*. Verlag Chemie, Weinheim. 317 pp..
- GRIFFITHS, R. P., B. A. CALDWELL & R. Y. MORITA (1984). Observations on microbial percent respiration values in arctic and subarctic marine waters and sediments. *Microb. Ecol.* 10: p. 151 - 164.
- GROYER, A. & P. ROBEL (1980). DNA measurement by mithramycin fluorescence in chromatin solubilized by heparin. *Anal. Biochem.* 106: p. 262 - 268.
- HAGSTRÖM, Å., F. AZAM, A. ANDERSON, J. WIKNER & F. RASSOULZADEGAN (1988). Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem: possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49: p. 171 - 178.
- HANSON, R. B., L. R. POMEROY & R. E. MURRAY (1986). Microbial growth rates in a cold - core Gulf Stream eddy of the northwestern Sargasso Sea. *Deep Sea Res.* 33: p. 427 - 446.
- HANSON, R. B., M. T. ALVAREZ - OSSORIA, R. CAL, M. J. CAMPOS, G. SANTIAGO, M. VARELA & J. A. YODER (1986). Plankton response following a spring upwelling event in the Ria de Arosa, Spain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32: p. 101 - 113.
- HATTORI, A. (1983). Denitrification and dissimilatory nitrate reduction. In: Carpenter, E. J. & D. G. Capone (eds.). *Nitrogen in the marine environment*. Academic press, New York. p. 191 - 232.
- HAUPT, O. (1991). Produktion und Stickstofffixierung von Phytoplankton in der mittleren Ostsee. Dipl. Arb. - Universität Kiel. 98 pp..
- HAUPT, O., B. KARRASCH, D. PETERSEN, F. POLLEHNE & M. RECKERMANN (in Vorbereitung). Vorläufiger Arbeitstitel: The fate of fixed carbon and nitrogen within the pelagic ecosystem of the Central Baltic proper.
- HELLEBURST, J. A. (1965). Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 10: p. 192 - 206.
- HERBLAND, A., A. Le BOUTELLER & P. RAIMBAULT (1985). Size structure of phytoplankton biomass in the Equatorial Atlantic Ocean. *Deep Sea - Res.* 32: p. 819 - 836.
- HOBBIE, J. E., R. J. DALEY & S. JASPER (1977). Use of Nuclepore Filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* 33: p. 1225 - 1228.
- HOLLIBAUGH, J. T. & F. AZAM (1983). Microbial degradation of dissolved proteins in seawater. *Limnol. Oceanogr.* 28: p. 1104 - 1116.
- HOLLIGAN, P. M., R. P. HARRIS, R. C. NEWELL, D. S. HARBOUR, R. N. HEAD, E. A. S. LINLEY, M. I. LUCAS, P. R. G. TRANTER & C. M. WEEKLY (1984). Vertical distribution and partitioning of organic carbon in mixed, frontal and stratified waters of the English Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 14: p. 111 - 127.
- HOLM - Hansen, O. (1969a). Algae: Amounts of DNA and organic carbon in single cells. *Science* 163: p. 87 - 88.

- HOLM - Hansen, O. (1969b). Determination of microbial biomass in ocean profiles. *Limnol. Oceanogr.* 14: p. 740 - 747.
- HOLM - HANSEN, O. & C. R. BOOTH (1966). The measurement of adenosin triphosphate in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.* 11: p. 510 - 519.
- HOLM - HANSEN, O., W.H. SUTCLIFFE & J. SHARP (1968). Measurement of deoxyribonucleic acid in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.* 13: p. 507 - 513.
- HOLZAPFEL - PSCHORN, A., U. OBST & K. HABERER (1986). Fluoreszenzspektroskopische DNS - Bestimmungen als Biomasseparameter in Oberflächenwässern, Grundwässern und Proben aus der Wasseraufbereitung. *Vom Wasser* 67: p. 185 - 193.
- HOPKINSON, C. S. Jr, B. SHERR & W. J WIEBE (1989). Size fractionated metabolism of coastal microbial plankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51: p. 155 - 166.
- HOPPE, H. - G. (1976). Determination and properties of actively metabolizing heterotrophic bacteria in the sea, investigated by means of micro - autoradiography. *Mar. Biol.* 36: p. 291 - 302.
- HOPPE, H. - G. (1977). Analysis of actively metabolizing bacterial populations with the autoradiographic method. In: Rheinheimer, G. (ed). *Microbial ecology of a brackish water environment*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. p. 179 - 198.
- HOPPE, H. - G. (1978). Relation between active bacteria and heterotrophic potential in the sea. *Neth. J. Sea Res.* 12: p. 78 - 98.
- HOPPE, H. - G. (1983). Significance of exoenzymatic activities in the ecology of brackish water: Measurements by means of methylumbelliferyl - substrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 11: p. 299 - 308.
- HOPPE, H. - G. (1983). Attachment of bacteria: Advantage or disadvantage for survival in the aquatic environment. In: Marshall, K. C. (ed.). *Microbial Adhesion and Aggregation*. Dahlem Konferenzen. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. p. 283 - 301.
- HOPPE, H. - G. (1986). Degradations in sea water. In: Rehm, H. - J. & G. Reed (eds.). *Biotechnology Vol. 8*. VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim. p. 453 - 474.
- HOPPE, H. -G., H. W. DUCKLOW & B. KARRASCH (in Vorbereitung). Evidence for dependency of bacterial growth on enzymatic PON hydrolysis in the mesopelagic ocean.
- HOPPE, H. -G., K. GÖCKE, D. ZAMORANO & R. ZIMMERMANN (1983). Degradation of macromolecular organic compounds in a tropical lagoon (Ciénaga Grande, Columbia) and its ecological significance. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 68: p. 811 - 824.
- IKEDA, T. (1985). Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.* 85: p. 1 - 11.
- ITURRIAGA, R. & B. G. MITCHELL (1986). Chroococcoid cyanobacteria: a significant component in the food web dynamics of the open ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28: p. 291 - 297.

- ITURRIAGA, R. & J. MARRA (1988). Temporal and spatial variability of chroococcoid cyanobacteria *Synechococcus spec.* specific growth rates and their contribution to primary production in the Sargasso Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: p. 175 - 181.
- JASSBY, A. D. (1975). The ecological significance of sinking to planktonic bacteria. *Can. J. Microbiol.* 21: p. 270 - 274.
- JEFFREY, S. W. & G. F. HUMPHREY (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁, c₂ in higher plants and phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pfl.* 167: p. 191 - 194.
- JESPERSEN, A. - M. & K. CHRISTOFFERSEN (1987). Measurements of chlorophyll a from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. *Arch. Hydrobiol.* 109: p. 445 - 454.
- JGOFS Report No. 4 (1990). North Atlantic bloom experiment. Report of the first data workshop. Kiel, March 1990. 106 pp..
- JOCHEM, F. (1987). Zur Verbreitung und Bedeutung des autotrophen Ultraplanktons in der Kieler Bucht. Dipl. - Arb. Universität Kiel. 127 pp..
- JOCHEM, F. (1988). On the distribution and importance of picocyanobacteria in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic). *J. Plankton Res.* 10: p. 1009 - 1022.
- JOCHEM, F. (1989). Distribution and importance of autotrophic ultraplankton in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53: p. 153 - 168.
- JOCHEM, F. (1990). Zur Struktur und Dynamik autotropher Ultraplankton - Gemeinschaften in marinen Warmwasser - Ökosystemen. *Ber. Inst. Meereskunde Kiel.* 195: 220 pp..
- JOHNSON, K. M., C. M. BURNEY & J. McN. SIEBURTH (1981). Enigmatic marine ecosystem metabolism measured by direct diel Σ CO₂ and O₂ flux in conjunction with DOC release and uptake. *Mar. Biol.* 65: p. 49 - 60.
- JOHNSON, P. W. & J. McN. SIEBURTH (1979). Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnol. Oceanogr.* 24: p. 928 - 935.
- JOINT, I. R. (1986). Physiological ecology of picoplankton in various oceanographic provinces. In: Platt, T. & W. K. W. Li (eds.). Photosynthetic picoplankton. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 214: p. 287 - 309.
- JOINT, I. R., N. J. OWENS & A. J. POMEROY (1986). Seasonal production of photosynthetic picoplankton and nanoplankton in the Celtic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28: p. 251 - 258.
- JURMAS, P. A., D. L. PENRY, J. A. BAROSS, M. J. PERRY & B. W. FROST (1989). Closing the microbial loop: dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion and adsorption in animals. *Deep Sea Res.* 36: p. 483 - 495.
- KÄNDLER, R. (1959). Hydrographische Beobachtungen in der Kieler Förde 1952 - 1957. *Kieler Meeresforsch.* 15: p. 145 - 156.

- KARL, D. M. & M. D. BAILIFF (1989). The measurement and distribution of dissolved nucleic acids in aquatic environments. *Limnol. Oceanogr.* 34: p. 543 - 558.
- KARRASCH, B. (1988). Über die Vertikalverteilung und Aktivität der Bakterien im zentralen Arabischen Meer in Relation zum Phytoplankton. Dipl. - Arb. Universität Kiel. 103 pp..
- KARRASCH, B. & H. - G. HOPPE (1991). Vertical distribution and activity of bacteria in the Central Arabian Sea. *Kieler Meeresforschung Sonderheft* 8: p. 74 - 80.
- KIM, S. - J. (1985). Untersuchungen zur heterotrophen Stoffaufnahme und extrazellulären Enzymaktivität von freilebenden und angehefteten Bakterien in verschiedenen Gewässerbiotopen. Diss. Univ. Kiel. 203 pp..
- KINGSBURY, D. T. (1969). Estimate of the genom size of various microorganisms. *J. Bacteriol.* 98: p. 1400 - 1401.
- KIRCHMAN, D. L., H. W. DUCKLOW & R. MITCHELL (1982). Estimates of bacterial growth from changes in uptake rates and biomass. *Appl. Environ. Microbiol.* 44: p. 1296 - 1307.
- KIRCHMAN, D. L., S. Y. NEWELL & R. E. HODSON (1986). Incorporation versus biosynthesis of leucin: implications for measuring rates of protein synthesis and biomass production by bacteria in marine systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32: p. 47 - 59.
- KISSANE, J. M. & E. ROBINS (1958). The fluorometric measurement of deoxyribonucleic acid in animal tissues with special reference to the central nervous system. *J. Biol. Chem.* 233: p. 184 - 188.
- KLEIBER, M. (1961). The fire of Life: An introduction to animal energetics. New York. Wiley.
- KOGURE, K. & I. KOIKE (1987). Particle counter determination of bacterial biomass in seawater. *Appl. Environ. Microbiol.* 53: p. 274 - 277.
- KRAUSS, W., R. DÖSCHER, A. LEHMANN & T. VIEHOFF (1990). On eddy scales in the eastern and northern North Atlantic Ocean as a function of latitude. *J. Geophys. Res.* 95: p. 18049 - 18056.
- KREMLING, K. & A. WENK (1986). On the storage of dissolved inorganic phosphate, nitrate and reactive silicate in Atlantic Ocean water samples. *Ber. Dt. wiss. Kom. Meeresf.* 31: p. 69 - 74.
- KREMPIN, D. W., S. M. McGRATH, J. BEELER SOOHOO & C. W. SULLIVAN (1981). Orthophosphate uptake by phytoplankton and bacterioplankton from the Los Angeles harbor and southern California coastal waters. *Mar. Biol.* 64: p. 23 - 33.
- KUOSA, H. & K. KIVI (1989). Bacteria and heterotrophic flagellates in the pelagic carbon cycle in the northern Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53: p. 93 - 100.
- LAMPERT, W. (1978). Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 23: p. 831 - 834.
- LANCELOT, C. (1983). Factors effecting phytoplankton extracellular release in the southern bight of the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12: p. 115 - 121.

- LARSON, U. & A. HAGSTRÖM (1979). Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Mar. Biol.* 52: p. 199 - 206.
- LATT, S. A. & G. STETTEN (1976). Spectral studies on 33258 Hoechst and related bisbenzimidazole dyes useful for fluorescent detection of deoxyribonucleic acid synthesis. *J. Histochem. Cytochem.* 24: p. 24 - 29.
- LAWS, E. A., D. G. REDALJE, L. W. HAAS, P. K. BIENFANG, R. W. EPPLEY, W. G. HARRISON, D. M. KARL & J. MARRA (1984). High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic Hawaiian coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 29: p. 1161 - 1169.
- LEE, S. & J. A. FUHRMAN (1987). Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.* 53: p. 1298 - 1303.
- LEHMANN, J. T. & C. D. SANDGREN (1982). Phosphorus dynamics of the procaryotic nanoplankton in a Michigan lake. *Limnol. Oceanogr.* 27: p. 828 - 838.
- LENZ, J. (1974). Untersuchung zum Nahrungsgefüge im Pelagial der Kieler Bucht. Der Gehalt an Phytoplankton, Zooplankton und organischem Detritus in Abhängigkeit von Wasserschichtung, Tiefe und Jahreszeit. Habilitationsschrift Univ. Kiel. 144 pp..
- LENZ, J. (1977a). Hydrographic conditions. In: Rheinheimer, G. [ed.]: Microbial ecology of a brackish water environment. Springer - Verlag Berlin, Heidelberg, New York. p. 12 - 25.
- LENZ, J. (1977b). Seston and its main components. In: Rheinheimer, G. [ed.]: Microbial ecology of a brackish water environment. Springer - Verlag Berlin, Heidelberg, New York. p. 37 - 60.
- LENZ, J. (im Druck). Microbial loop, microbial food web and classical food chain: Their significance in pelagic marine systems. *Arch. Hydrobiol.*
- LI, W.K.W., D. V. SUBBA RAO, W.G. HARRISON, J.C. SMITH, J.J. CULLEN, B. IRWIN & T. PLATT (1983). Autotrophic picoplankton in the tropic ocean. *Science* 219: p. 292 - 295.
- LIGNELL, R. (1990). Excretion of organic carbon by phytoplankton: its relation to algal biomass, primary productivity and bacterial secondary production in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 68: p. 85 - 99.
- LIGNELL R. & H. KUOSA (1988). Sources of error in algal exudation measurements. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 31: p. 97 - 104.
- LOCHTE, K. & C. M. TURLEY (1988). Bacteria and cyanobacteria associated with phytodetritus in the deep sea. *Nature* 333: p. 67 - 69.
- LOCHTE, K., H. W. DUCKLOW, M. J. R. FASHAM & C. STIENEN (im Druck). Plankton succession and carbon cycling at 47°N 20°W during the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment. *Deep Sea Res.*
- LOCHTE, K. & O. PFANNKUCHE (1987). Cyclonic cold - core eddy in the eastern North Atlantic. II. Nutrients, phytoplankton and bacterioplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39: p. 153 - 164.

- MAEDA, M. & N. TAGA (1973). Deoxyribonuclease activity in seawater and sediment. *Mar. Biol.* 20: p. 58 - 63.
- MAGUE, T. H., E. FRIBERG, D. J. HUGHES & I. MORRIS (1980). Extracellular release of carbon by marine Phytoplankton; a physiological approach. *Limnol. Oceanogr.* 25: p. 262 - 279.
- MANDEL, M. (1966). Deoxyribonucleic Acid base composition in the genus *Pseudomonas*. *J. gen. Microbiol.* 43: p. 273 - 292.
- MANDELSTAM, J. & K. McQUILLEN (1973). Biochemistry of bacterial growth. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- MARMUR, J. (1961). A procedure for the isolation of Deoxyribonucleic Acid from micro - organisms. *J. Mol. Biol.* 3: p. 208 - 216.
- McCOY, W. F. & B. H. OLSON (1985). Fluorometric determination of the DNA concentration in municipal drinking water. *Appl. Environ. Microbiol.* 49: p. 811 - 817.
- MENZEL, D. W. & J. H. RYHER (1964). The composition of particulate organic matter in the western North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* 9: p. 179 - 186.
- MENZEL, D. W. & J. J. GOERING (1966). The distribution of organic detritus in the ocean. *Limnol. Oceanogr.* 11: p. 333 - 337.
- MEYER - REIL, L. -A., M. BÖLTER, G. LIEBZEIT & W. SCHRAMM (1979). Short - terms variations in microbial and chemical parameters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1: p. 1 - 6.
- MINEAR, R. A. (1972). Charakterization of naturally occurring dissolved organophosphorus compounds. *Environ. Sci. Technol.* 6: p. 431 - 437.
- MOIGIS, A. G. (1983). Zur Größenstruktur und Ökologie des Phytoplanktons in der Kieler Förde unter dem besonderen Aspekt einer möglichen Ölverschmutzung. Diss. Univ. Kiel, 171 pp..
- MORIARTY, D. J. W. & P. C. POLLARD (1981). DNA synthesis as a measure of bacterial productivity in sea-grass sediments. *Mar. Ecol.* 5: p. 151 - 156.
- NEUER, S. (1986). Ökologische Beobachtungen an sommerlichen Planktongemeinschaften in der Kieler Bucht. Dipl. - Arb. Univ. Kiel. 74 pp..
- NEWELL, R. C. (1984). The biological role of detritus in the marine environment. In: Fasham, M. J. (ed.). Flows of energy and materials in marine ecosystems. Theory and practice. Nato Conference Series IV. Mar. Sci. p. 317 - 344.
- NEWELL, R. C., M. I. LUCAS & E. A. S. LINLEY (1981). Rate of degradation and efficiency of conversion of phytoplankton debris by marine micro - organisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6: p. 123 - 136.
- NIELSEN, T. G. & K. RICHARDSON (1989). Food chain structure of the North Sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56: p. 75 - 87.

- NORLAND, S., M. HELDAL & O. TUMYR (1987). On the relation between dry matter and volume of bacteria. *Microb. Ecol.* 13: 95 - 101.
- ODUM, E. P. (1983). Grundlagen der Ökologie. Band 1: Grundlagen. 2. Aufl. Thieme Verlag, Stuttgart, New York. 476 pp..
- OLSON, B. J. (1982). Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria. *J. Mar. Res.* 39: p. 227 - 238.
- PAASCHE, E. (1980). Silicon. In: Morris, I. (ed.). The physiological ecology of phytoplankton. Blackwell, Oxford. p. 259 - 284.
- PANKOW, H. (1976). Algenflora der Ostsee. Fischer Verlag, Stuttgart. 493 pp..
- PARSONS, T. R. & J. D. H. STRICKLAND (1962). On the production of particulate organic carbon by heterotrophic processes in the sea water. *Deep Sea Res.* 8: p. 211 - 222.
- PARSONS, T. R., M. TAKAHASHI & B. HARGRAVE (1984). Biological Oceanographic Processes. 3. Aufl. Pergamon Press. 330 pp..
- PASTUSZAK, M. (1984). Distribution of some nutrients in the southern Baltic in August / September 1983 in relation to conditions in two previous years. *Oceanologia* 21: p. 77 - 97.
- PAUL, J.H. & B. MYERS (1982). Fluorometric determination of DNA in aquatic microorganisms by use of Hoechst 33258. *Appl. Environ. Microbiol.* 43: p. 1393 - 1399.
- PAUL, J. H. & D. J. CARLSON (1984). Genetic material in the marine environment: Importance of bacterial DNA. *Limnol. Oceanogr.* 29: p. 1091 - 1097.
- PAUL, J. H., W. H. JEFFREY & M. F. DeFLAUN (1985). Particulate DNA in subtropical oceanic and estuarine planktonic environments. *Mar. Biol.* 90: p. 95 - 101.
- PAUL, J. H., W. H. JEFFREY & M. F. DeFLAUN (1987). Dynamics of extracellular DNA in the marine environment. *Appl. Environ. Microbiol.* 53: p. 170 - 179.
- PAUL, J. H., W. H. JEFFREY, A. W. DAVID, M. F. DeFLAUN & L. H. CAZARES (1989). Turnover of extracellular DNA in eutrophic and oligotrophic freshwater environments of southwest Florida. *Appl. Environ. Microbiol.* 55: p. 1823 - 1828.
- Le PECQ, J. B. & C. PAOLETTI (1966). A new fluorometric method for RNA and DNA determination. *Anal. Biochem.* 17: p. 100 - 107.
- PEDR6S - ALI6, C. & S. Y. NEWELL (1989). Microautoradiographic study of the thymidine uptake in brackish waters around Sapelo Island, Georgia, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55: p. 83 - 94.
- PEELE, E. R., R. E. MURRAY, R. B. HANSON, L. R. POMEROY & R. E. HODSON (1985). Distribution of microbial biomass and secondary production in a warm - core Gulf Stream ring. *Deep Sea Res.* 32: p. 1393 - 1403.

- PETERSEN, D. (1991). Untersuchungen zur Nahrungsbiologie von Zooplanktonpopulationen in der mittleren Ostsee: Analyse einer Sommersituation. Dipl. - Arb. Universität Kiel. 82 pp..
- PILLAI, T. N. V. & A. K. GANGULY (1972). Nucleic acid in the dissolved constituents of seawater. *J. Mar. Biol. Assoc. India* 14: p. 384 - 390.
- POLLARD, R.T. & S. PU (1985). Structure and circulation of the upper Atlantic Ocean northeast of the Azores. *Prog. Oceanogr.* 14: p. 443 - 462.
- POMEROY, L. R. (1974). The ocean's food web, a changing paradigm. *Bio Science* 24: p. 499 - 504.
- POMEROY, L. R. (1984). Significance of microorganisms in carbon and energy flow in marine ecosystems. In: Klug, M. J. & A. Reddy (eds.). Current perspectives in microbial ecology. Am. Soc. Microbiol. p. 405 - 411.
- PROCTOR, L. M. & J. A. FUHRMAN (1990). Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature* 343: p. 60 - 62.
- QUEIßNER, E. - F. & U. LIPFERT (1977). Wanderkarte Darß - Fischland. VEB Tourist Verlag Berlin / Leipzig.
- RAMSAY, A. J. (1974). The use of autoradiography to determine the proportion of bacteria metabolizing in an aquatic habitat. *J. Gen. Microbiol.* 80: p. 363 - 373.
- RAUEN, H. M. (1964). Biochemisches Taschenbuch. Erster Teil. 2. Auflage. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg. 1060 pp..
- RECKERMANN, M. (1991). Untersuchungen zur Bildung und Abgabe von gelösten organischen Substanzen durch Phytoplankton in der mittleren Ostsee. Dipl. - Arb. Universität Kiel. 122 pp..
- REITMEIER, S. (1990). Stoffwechselleistungen des Mikrozooplanktons im Nordostatlantik. Dipl. Arbeit - Universität Kiel. 79 pp..
- RHEINHEIMER, G. (1977). Oxygen and some inorganic nutrients. In: Rheinheimer, G. (ed.). Microbial ecology of a brackish water environment. Springer - Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. p. 26 - 36.
- RHEINHEIMER, G. (1977). Regional and seasonal distribution of saprophytic and coliform bacteria. In: Rheinheimer, G. (ed). Microbial ecology of a brackish water environment. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. p. 121 - 137.
- RHEINHEIMER, G. (1980). Aquatic microbiology. John Wiley and Sons, Inc. Chichester and New York. 235 pp..
- RHEINHEIMER, G. (1985). Mikrobiologie der Gewässer. 4. Aufl. G. Fischer Verlag, Stuttgart. 262 pp..
- RHEINHEIMER, G., K. GÖCKE & H. -G. HOPPE (1989). Vertical distribution of microbiological and hydrographic - chemical parameters in different areas of the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52: p. 55 - 70.

- RIEMANN, B. & M. SØNDERGAARD (1984). Measurements of diel rates of bacterial secondary production in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.* 47: p. 632 - 638.
- RIEMANN, B., P. K. BJØRNSSEN, S. NEWELL & R. FALLON (1987). Calculations of cell production of coastal marine bacteria based on measured incorporation of (^3H) thymidine. *Limnol. Oceanogr.* 32: p. 471 - 476.
- RIEMANN, B., P. NIELSEN, M. JEPPESEN, B. MARCUSSEN & J. A. FUHRMAN (1984). Diel changes in bacterial biomass and growth rates in coastal environments, determined by means of thymidin incorporation into DNA, frequency of dividing cells (FDC), and microautoradiography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17 p. 227 - 235.
- RILEY, G. A., D. VAN HEMERT & P. J. WANGERSKY (1965). Organic aggregates in surface and deep waters of the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.* 10: p. 354 - 363.
- ROBARTS, R. D., R. J. WICKS & L. M. SEPHTON (1986). Spatial and temporal variations in bacteria macromolecule labeling with [methyl - ^3H] thymidin in a hypertrophic lake. *Appl. Environ. Microbiol.* 52: p. 1368 - 1373.
- RÖNNER, U. & F. SØRENSEN (1985). Denitrification rates in the low - oxygen waters of the stratified Baltic Proper. *Appl. Environ. Microbiol.* 50: p. 801 - 806.
- RYTHER, J. H. & C. S. YENTSCH (1957). The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.* 2: p. 281 - 326.
- RYTHER, J. H. & D. W. MENZEL (1965). On the production, composition, and distribution of organic matter in the Western Arabian Sea. *Deep - Sea Res.* 12: p. 199 - 209.
- SACHS, L. (1988). Statistische Methoden: Planung und Auswertung. 6. Aufl. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 298 pp..
- SANDERS, R. W. & K. G. PORTER (1986). Use of metabolic inhibitors to estimate protozooplankton grazing and bacterial production in a monomictic eutrophic lake with an anaerobic hypolimnion. *Appl. Environ. Microbiol.* 52: p. 101 - 107.
- SCAVIA, D. (1988). On the role of bacteria in secondary production. *Limnol. Oceanogr.* 33: p. 1220 - 1224.
- SCAVIA, D. & G. A. LAIRD (1987). Bacterioplankton in Lake Michigan: Dynamics, controls, and significance to carbon flux. *Limnol. Oceanogr.* 31: p. 1017 - 1033.
- SCAVIA, D., G. A. LAIRD & L. FAHNENSTIEL (1986). Production of planktonic bacteria in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 31: p. 612 - 626.
- SCHARENBERG, N. (1991). Zur Bedeutung des autotrophen Ultraplanktons in der sommerlichen Ostsee. Dipl. - Arb. Universität Kiel. 98 pp..
- SCHIEWER, U., G. JOST, K. GÖCKE, R. SCHUHMAN, P. SPITTLER & R. HEERKLOSS (in Vorbereitung). Diurnal variations in microbial communities.

- SCHIEWER, U., H. ARNDT, G. JOST, R. HEERKLOSS & N. WASMUND (1990). Carbon Flux in a shallow eutrophic estuary. *Limnologia* 20: p. 95 - 100.
- SCHMALJOHANN, R. (1984). Morphological investigations on bacterioplankton of the Baltic Sea, Kattegat and Skagerrak. *Bot. Mar.* 27: p. 425 - 436.
- SCHMIDT - NIELSEN (1975). Animals physiology, adaption and environment. New York. Cambridge University Press. 560 pp..
- SCHMITT - BIEGEL, B. & U. OBST (1989). Rationelle fluorimetrische Bestimmung von Enzymaktivitäten in vivo und der Biomasse (DNA) auf Mikrotiterplatten. *Z. Wasser - Abwasser - Forsch.* 22: p. 165 - 167.
- SERVAIS, P., J. MARTINEZ, G. BILLEN & J. VIVES - REGO (1987). Determining [^3H] thymidine incorporation into bacterioplankton DNA: Improvement of the method by DNase treatment. *Appl. Environ. Microbiol.* 53: p. 1977 - 1979.
- SHAPIRO, H. S. (1976). Deoxyribonucleic acid content per cell of various organisms. In: Fasman [ed.]: Handbook of biochemistry and molecular biology. 3. Aufl. Nucleic acids. Vol. 2. CRC Press, Inc. Boca Raton, Fla. p. 284 - 286.
- SHARP, J. H. (1977). Excretion of organic matter by marine phytoplankton: Do healthy cells do it? *Limnol. Oceanogr.* 22: p. 381 - 399.
- SHELDON, R. W. (1972). Size separation of marine seston by membrane and glass - fibre filters. *Limnol. Oceanogr.* 17: p. 494 - 498.
- SHELDON, R. W. & W. H. SUTCLIFFE JR. (1978). Generation times of 3 h for Sargasso Sea microplankton determined by ATP analysis. *Limnol. Oceanogr.* 23: p. 1051 - 1055.
- SHERR, B. F., E. B. SHERR, & T. BERMAN (1983). Growth, grazing and ammonia excretion rates of a heterotrophic microflagellate fed four species of bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 45: p. 1196 - 1201.
- SHERR, B. F., E. B. SHERR, T. L. ANDREW, R. D. FALLON & S. NEWELL (1986). Trophic interactions between heterotrophic Protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32: p. 169 - 179.
- SHERR, E. B. (1988). Direct use of high molecular weight polysaccharide by heterotrophic flagellates. *Nature* 335: p. 348 - 351.
- SHERR, E. B. & B. F. SHERR (1988). Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. *Limnol. Oceanogr.* 33: p. 1225 - 1227.
- SHERR, E. B., B. F. SHERR & L. J. ALBRIGHT (1987). Bacteria: Link or sink ?. *Science* 235: p. 88 - 89.
- SHULENBERGER, E. & J. L. REID (1981). The Pacific shallow oxygen maximum, deep chlorophyll maximum, and primary productivity, reconsidered. *Deep - Sea Res.* 28: p. 901 - 919.

- SICH, H. (1990). Die benthische Ciliatenfauna bei Gabelsflach (Kieler Bucht) und deren Beeinflussung durch Bakterien. Eine Studie über Menge, Biomasse, Produktion, Bakterieningestion und Ultrastruktur von Mikroorganismen. *Ber. Inst. Meereskunde Kiel*. 191: 215 pp..
- SIEBURTH, J. McN. (1976). Bacterial substrates and productivity in marine ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7: p. 259 - 285.
- SIEBURTH, J. McN. (1982). Grazing of bacteria by phytoplankton in pelagic marine waters. In: Hobbie, J. E. & P. J. LeB. Williams (eds.). *Heterotrophic activity in the sea*.
- SIEBURTH, J. McN., P. W. JOHNSON & P. E. HARGRAVES (1988). Ultrastrukture and ecology of *Aureococcus anophagefferens* gen. et sp. nov. (*Chrysophyceae*): the dominant picoplankter during a bloom in Narragansett Bay, Rhode Island, summer 1985. *J. Phycol.* 24: p. 416 - 425.
- SIEBURTH, J. McN., V. SMETACEK & J. LENZ (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23: p. 1256 - 1263.
- SIEDLER, G. & G. HATJE (1974). Temperatur, Salzgehalt und Dichte. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer [eds.]: *Meereskunde der Ostsee*. Springer - Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. p. 43 - 60.
- SIERACKI, M. E., P. W. JOHNSON & J. McN. SIEBURTH (1985). Detection, enumeration and sizing of planktonic bacteria by image - analyzed epifluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* 49: p. 799 - 810.
- SIMON, M. & F. AZAM (1989). Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51: p. 201 - 213.
- SMETACEK, V. (1975). Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Diss., Universität Kiel. 151 pp..
- SMETACEK, V., B. v. BODUNGEN, B. KNOPPERS, R. PEINERT, F. POLLEHNE, P. STEGMANN & B. ZEITSCHER (1984). Seasonal stages characterizing the annual cycle of an inshore pelagic system. *Rapp. P. - v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 183: p. 126 - 135.
- SØNDERGAARD, M., B. RIEMANN & N. O. G. JØRGENSEN (1985). Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production. *OIKOS* 45: p. 323 - 332.
- SÖRENSEN, F., & E. SAHLSTEN (1987). Nitrogen dynamics of a cyanobacteria bloom in the Baltic Sea: New versus regenerated production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37: p. 277 - 284.
- SOROKIN, Y. I. (1971). On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic waters. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 56: p. 1 - 48.
- SOROKIN, Y. I. (1973). Data on biological productivity of the western tropical Pacific Ocean. *Mar. Biol.* 20: p. 177 - 196.
- SPEKTOR, W. S. (1956). Handbook of biological data. W. B. Saunders Co. Philadelphia, Pa..

- STANIER, R. Y., A. ADELBURG & J. INGRAHAM (1976). The microbial world. 4th Edition. Prentice - Hall, Inc. Englewood Cliffs, N. J..
- STEELE, J. H. (1974). The structure of marine ecosystems. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1952). The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 18: p. 117 - 140.
- STEINMANN, J. (1974). Ökologische Untersuchungen zum bakteriellen Abbau von Harnstoff und Harnsäure in Gewässern. Diss. Universität Kiel. pp..
- STEVENSON, L. H. (1978). A case for bacterial dormancy in aquatic systems. *Microbial Ecol.* 4: p. 127 - 133.
- STEWART, G. J. & C. A. CARLSON (1986). The biology of natural transformation. *Annu. Rev. Microbiol.* 40: p. 211 - 235.
- STIENEN, C. (1986). Die Phytoplanktonentwicklung in Abhängigkeit von der Nährsalzkonzentration. Ein Vergleich zwischen Kieler Förde und Kieler Bucht. *Ber. Inst. Meereskunde Kiel.* 152: 125 pp..
- STOCKNER, J. G. & N. J. ANTIA (1986). Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: p. 2472 - 2503.
- STRAUBE, W. L., J. W. DEMING, C. C. SOMERVILLE, R. R. COLWELL & J. A. BAROSS (1990). Particulate DNA in smoker fluids: Evidence for existence of microbial populations in hot hydrothermal systems. *Appl. Environ. Microbiol.* 56: p. 1440 - 1447.
- STRAYER, D. (1988). On the limits to secondary production. *Limnol. Oceanogr.* 33: p. 1217 - 1220.
- STRICKLAND, J. D. H. (1960). Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 122: 172 pp..
- STRICKLAND, J. D. H. & T. R. PARSONS (1972). A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 167: 310 pp..
- SUGIMURA, Y. & Y. SUZUKI (1988). A high - temperature oxidation method for the determination of non - volatile dissolved organic carbon in seawater by direct injection of a liquid sample. *Mar. Chem.* 24: p. 105 - 131.
- SUTCLIFFE, W. H., JR., R. W. SHELDON & A. PRAKASH (1970). Certain aspects of production and standing stock of particulate matter in the surface waters of the Northwest Atlantic Ocean. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 27: p. 1917 - 1926.
- SUZUKI, Y., Y. SUGIMURA & T. ITOH (1985). A catalytic oxidation method for the determination of total nitrogen dissolved in seawater. *Mar. Chem.* 16: p. 83 - 97.
- SVERDRUP, H. U. (1953). On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Explor. Mer.* 18: p. 287 - 295.

- SVERDRUP, H.U., U.W. JOHNSON & R.H. FLEMING (1942).** The Oceans. Prentice Hall, 1087 pp..
- TAKAHASHI, M., K. KIKUCHI & Y. HARA (1985).** Importance of picocyanobacteria biomass (unicellular, blue - green algae) in the phytoplankton population of coastal waters off Japan. *Mar. Biol.* 89: p. 63 - 69.
- TAKAHASHI, M. & P. K. BIENFANG (1983).** Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. *Mar. Biol.* 76: p. 203 - 211.
- TAYLOR, G. T. & M. L. PACE (1987).** Validity of eucaryotic inhibitors for assessing production and grazing mortality of marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.* 53: p. 119 - 128.
- TAYLOR, G. T., R. ITTURRAGA & C. W. SULLIVAN (1985).** Interactions of bacterivorous grazers and heterotrophic bacteria with dissolved organic matter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: p. 129 - 141.
- THE RING GROUP (1981).** Gulf Stream cold - core rings: their physics, chemistry and biology. *Science* 212: p. 1091 - 1100.
- THIELE, D. (1987).** Selektive Sedimentation des Phytoplanktons. Dipl. - Arb. Universität Kiel. 102 pp..
- THINGSTAD, T. F. (1987).** Analyzing the « microbial loop ». Experimental and mathematical model studies of interactions between heterotrophic bacteria and their trophic neighbors in pelagic food webs. Diss. Univ. Bergen, Norway. Part 1. 58 pp..
- THOMAS, J. P. (1971).** Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton. *Mar. Biol.* 11: p. 311 - 323.
- TORSVIK, V., J. GOKSØYR & F. L. DAAE (1990).** High diversity of soil bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 56: p. 782 - 787.
- TREMAINE, S. C. & A. L. MILLS (1987).** Inadequacy of the eucaryote inhibitor cycloheximide in studies of protozoan grazing on bacteria at the freshwater - sediment interface. *Appl. Environ. Microbiol.* 53: p. 1969 - 1972.
- TURLEY, C. M. & K. LOCHTE (1985).** Direct measurements of bacterial productivity in stratified waters close to a front in the Irish Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: p. 209 - 219.
- TURLEY, C. M., R. C. NEWELL & D. B. ROBINS (1986).** Survival strategies of two small marine ciliates and their role in regulating bacterial community structure under experimental conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33: p. 59 - 70.
- UTERMÖHL, H. (1958).** Zur Vervollkommenung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. *Mitt. Int. Verein. theor. angew. Limnol.* 9: p. 1 - 28.
- VACCARO, R. F., F. AZAM & R. E. HODSON (1977).** Response of natural marine bacterial populations to copper: Controlled ecosystem pollution experiment. *Bull. Mar. Science* 27: p. 17 - 22.
- VADSTEIN, O., B. O. HARKJERR & A. JENSEN (1989).** Cycling of organic carbon in the euphotic zone of a eutrophic lake with special reference to the heterotrophic bacteria. *Limnol. Oceanogr.* 34: p. 840 - 855.

- VAN ES, F. B. & L. -A. MEYER - REIL (1982). Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. *Adv. Microb. Ecol.* 6: p. 111 - 170.
- VIEHOFF, T. & J. FISCHER (1988). Satellite sea surface temperature at the North Atlantic Polar Front related to high - resolution towed conductivity - temperature depth data. *J. Geophys. Res.* 93: p. 15551 - 15560.
- WATERBURY, J. B., S. W. WATSON, R. R. GUILLARD & L. E. BRAND (1979). Wide - spread occurrence of a unicellular, marine, planktonic cyanobacterium. *Nature* 277: p. 293 - 294.
- WATSON, J. D. (1970). Molecular biology of the gene. Menlo Park, California: W. A. Benjamin, Inc. 662 pp..
- WATSON, S. W., T. J. NOVITZKY, H. L. QUINBY & F. W. VALOIS (1977). Determination of bacterial number and biomass in the marine environment. *Appl. Environ. Microbiol.* 33: p. 940 - 946.
- WEBB, K. L. & R. E. JOHANNES (1967). Studies on the release of dissolved free amino acids by marine zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 12: p. 376 - 382.
- WEISBLUM, B. & E. HAENSSLER (1974). Fluorometric properties of the bisbenzimidazole derivative Hoechst 33258, a fluorescent probe specific for AT concentration in chromosomal DNA. *Chromosoma* 46: p. 255 - 260.
- WEISSE, T. (1991). The microbial food web and its sensitivity to eutrophication and contaminant enrichment: a cross - system overview. *Int. Rev. ges. Hydrobiol* 76: p. 327 - 337.
- WILLIAMS, P. J. le B. (1981). Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 5: p. 1 - 28.
- WILLIAMS, P. J. le B. (1990). The importance of losses during microbial growth: commentary on the physiology, measurement and ecology of the release of dissolved organic material. *Mar. Microb. Food Webs*. 4: p. 175 - 206.
- WILLIAMS, P. M. & L. I. GORDON (1970). Carbon - 13 : carbon - 12 ratios in dissolved and particulate organic matter in the sea. *Deep Sea Res.* 17: p. 19 - 27.
- WINKLER, L. W. (1888). Die Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffes. *Ber. dt. Chem. Ges.* 21: p. 2843 - 2855.
- WINN, C. D. & D. M. KARL (1986). Diel nucleic acid synthesis and particulate DNA concentrations: Conflicts with division rates estimates by DNA accumulation. *Limnol. Oceanogr.* 31: p. 637 - 645.
- WOLTER, K. (1982). Bacterial incorporation of organic substances released by natural phytoplankton populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: p. 287 - 295.
- WOOD, A. M. & L. M. VAN VALEN (1990). Paradox lost? On the release of energy - rich compounds by phytoplankton. *Mar. Microb. Food Webs* 4: p. 103 - 106.

- WRIGHT, R. T. & J. E. HOBBIE (1966). Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Ecology* 47: p. 447 - 468.
- WULFF, F. & L. RAHM (1988). Long - term, saisonal and spatial variations of nitrogen, phosphorus and silicate in the Baltic: An overview. *Mar. Env. Res.* 26: p. 19 - 37.
- ZEITSCHER, B., J. LENZ, H. THIEL, R. BOJE, U. PASSOW & A. STUHR (1990). Expedition Plankton '89 - Benthos '89, Reise Nr. 10, 19. März - 31. August 1989. METEOR - Berichte, Universität Hamburg, 90-1: 216 pp..
- ZIMMERMANN, R. (1977). Estimation of bacterial number and biomass by epifluorescence microscopy and scanning electron microscopy. In: Rheinheimer, G. (ed). *Microbial ecology of a brackish water environment*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. p. 103 - 120.
- ZLOTNIK, I. & Z. DUBINSKY (1989). The effect of light and temperature on DOC excretion of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 34: p. 831 - 839.